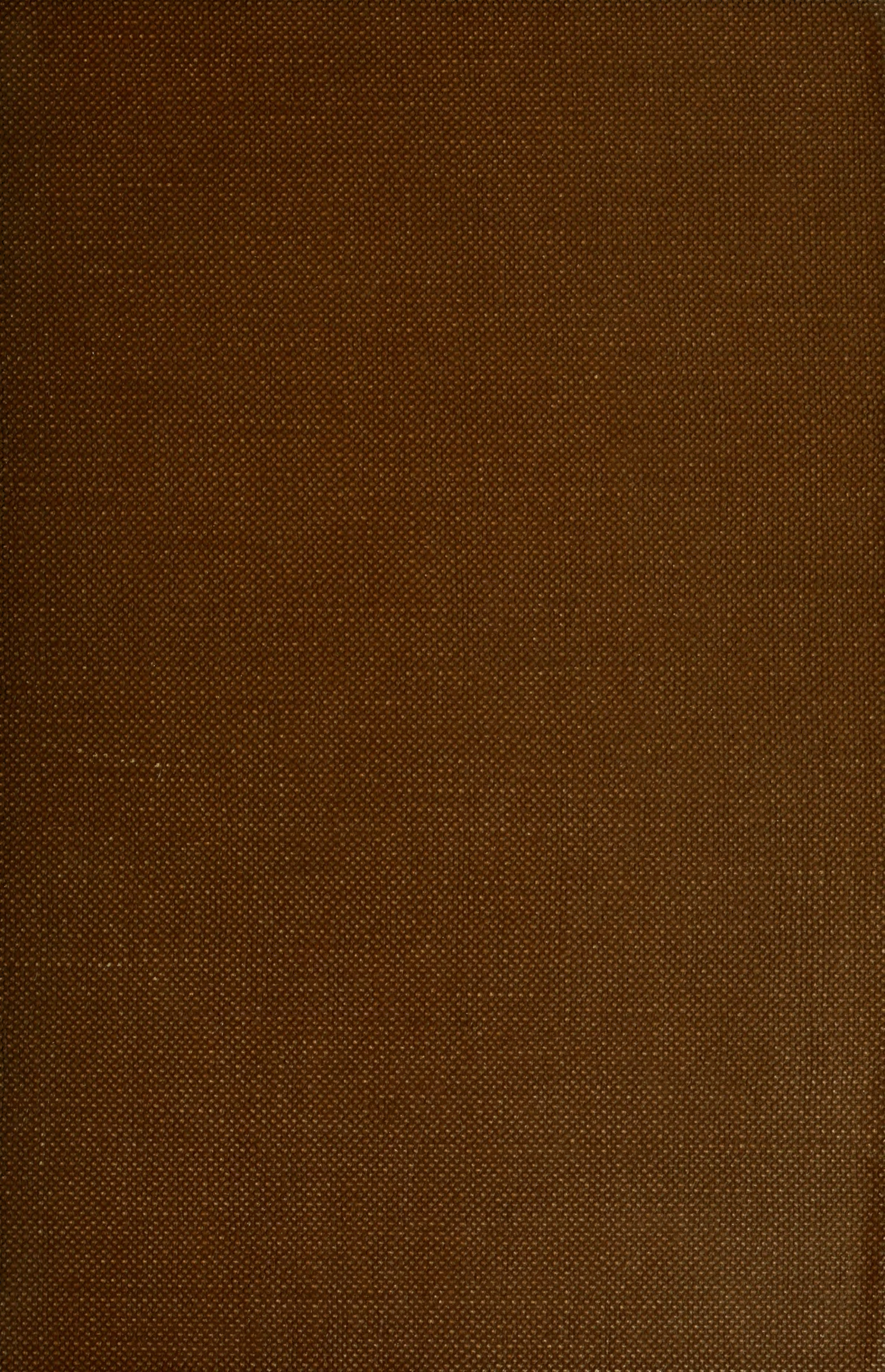
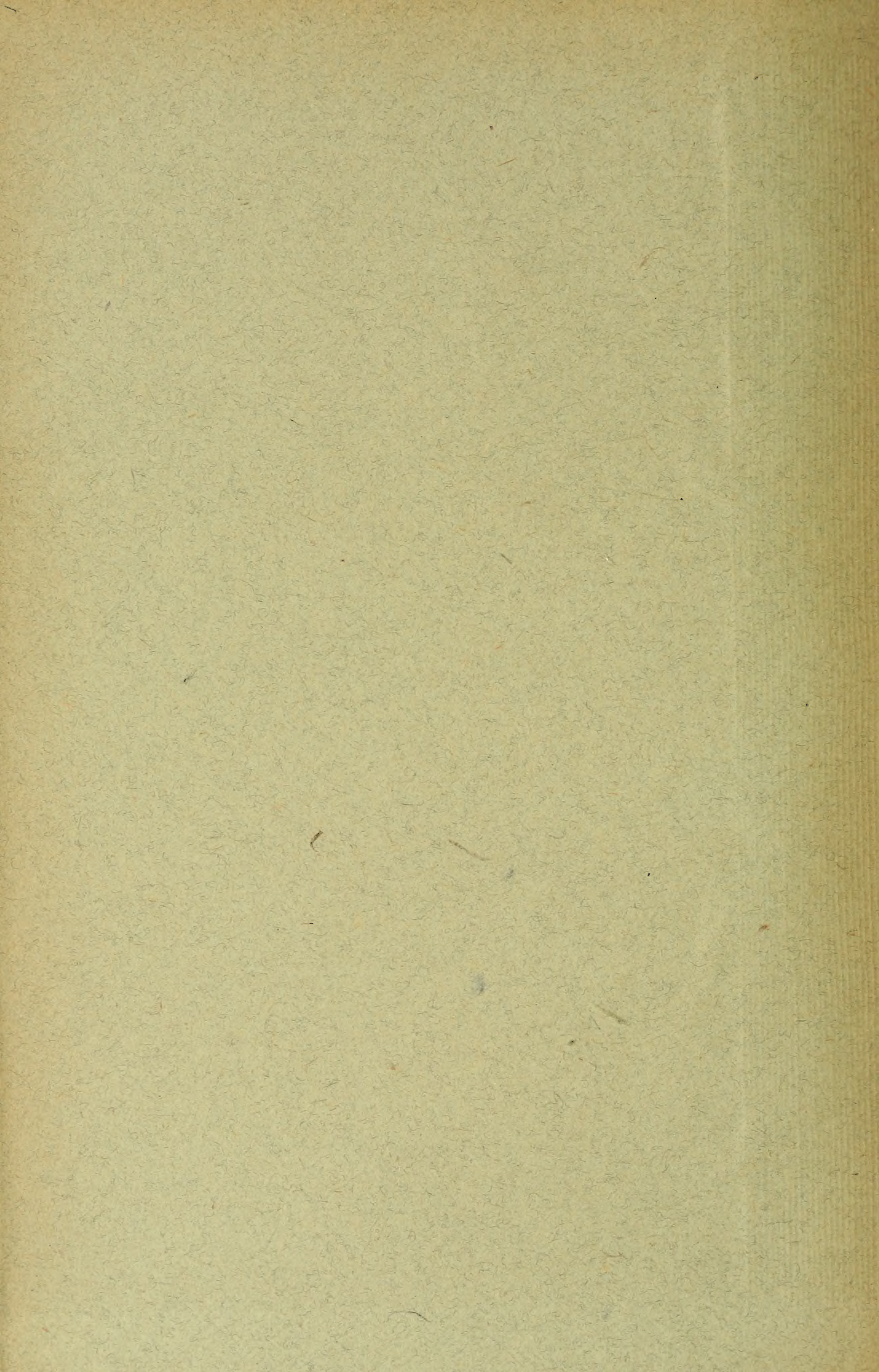
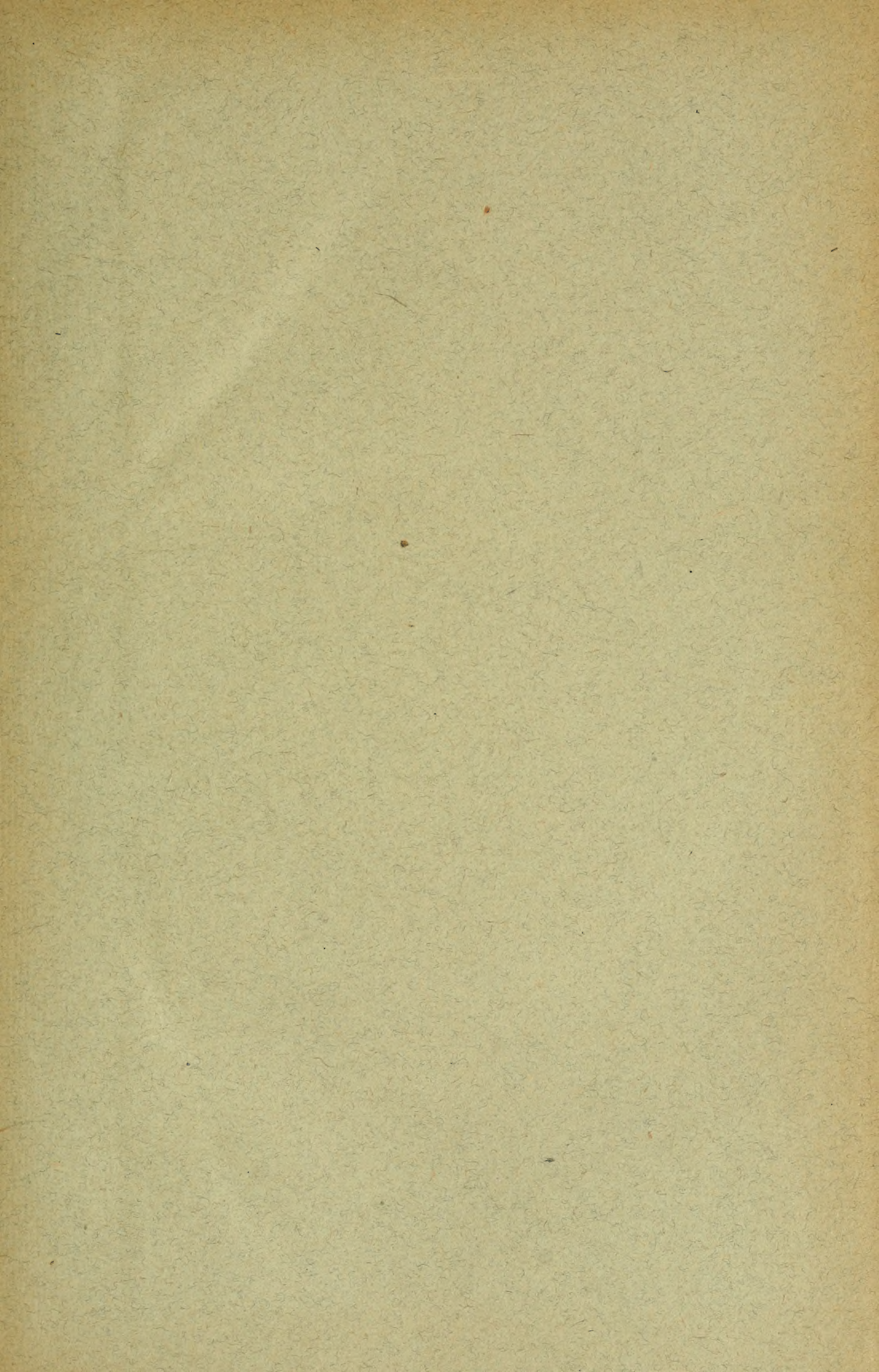
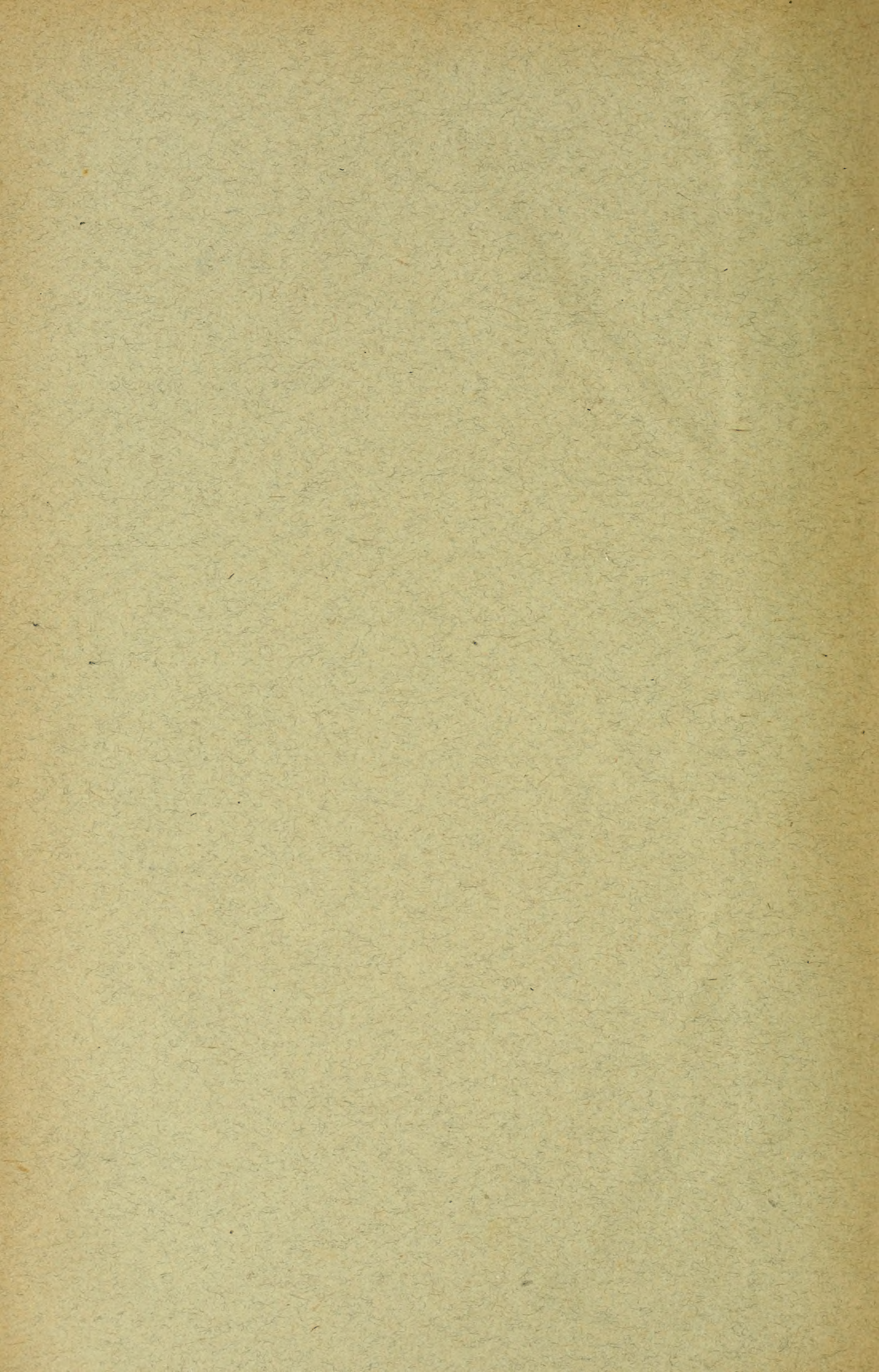








ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

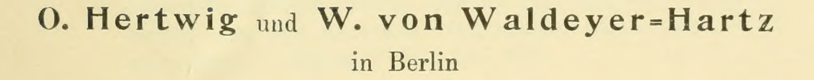
für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von



O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz
in Berlin

Einundneunzigster Band
Mit 29 Tafeln und 56 Textfiguren

BONN
Verlag von Friedrich Cohen
1918



Druck von H. Laupp jr in Tübingen.



Inhalt.

I. Abteilung.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 8. Juni 1918.

II. Abteilung.

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben am 20. August 1918.

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und W. von Waldeyer-Hartz

in Berlin

Einundneunzigster Band

I. Abteilung

Mit 14 Tafeln und 5 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1918



Druck von H. Laupp jr in Tübingen.

Inhalt.

Abteilung I.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben am 8. Juni 1918.



(Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Hochschule für Bodenkultur in Wien.)

Zur vergleichenden Histologie, Zytologie und Entwicklungsgeschichte der Säugernebenniere.

Von

Walter Kolmer.

Hierzu Tafel I—IV und 5 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Unser geringes Wissen über das Wesen und die Bedeutung der Nebenniere entspringt aus sehr verschiedenen Quellen. Schon zu Beginn der Nebennierenforschung waren es neben den Befunden der Anatomen hauptsächlich die Ergebnisse der pathologischen Anatomie, die die Fingerzeige für die physiologischen Untersuchungen auf diesem Gebiete lieferten. Und auch jetzt scheint wieder die pathologische Richtung eine führende Rolle auf diesem Gebiete einnehmen zu sollen, da unter anderen besonders die Schüler Aschoffs viel Wertvolles neuestens zur Erklärung der Tatsachen beigesteuert haben. Alle physiologischen und pathologisch-anatomischen Untersuchungen können selbstverständlich nur an Individuen von verhältnismäßig wenig Tierarten angestellt werden, und die Verallgemeinerung der aus solchen Untersuchungen gewonnenen Resultate

sowie die Rückschlüsse auf die Natur der Nebenniere überhaupt brauchen dringend eine Ergänzung durch vergleichend-anatomische Untersuchungen.

Es wurden solche auch schon reichlich an niederen Wirbeltieren ausgeführt. Weniger eingehend befaßte man sich bisher mit der vergleichenden Histologie der Säugernebenniere, was das Fehlen einer breiteren Uebersicht über deren Bau in den einzelnen Säugerordnungen beweist. Dies macht es auch schwer ein Urteil über den Wert mancher von Physiologen und pathologischen Anatomen beobachteten Tatsachen abzugeben.

Gelegentlich einer an anderem Orte mitgeteilten Untersuchung über zyklisch ablaufende Vorgänge in den Nebennieren des Meerschweinchens hatte es sich ergeben, daß man bis zu einem gewissen Grade bei den einzelnen Tierarten von spezifisch charakteristischen Eigenheiten der Nebennierenelemente sprechen kann, die bei anderen Tieren nicht aufzufinden sind. Bei den großen Schwierigkeiten, die uns heute noch die Deutung der Funktion der Nebenniere bietet, ist man wohl berechtigt zu sagen, daß wir auf alle zytologischen Eigentümlichkeiten bei den verschiedenen Tieren zu achten haben, da die Kenntnis jedes Details dieser Strukturen das zellulärphysiologische Geschehen in diesen Elementen unserem Verständnis näherbringen kann.

Bei dieser Gelegenheit versuchte ich eine Methode auszuarbeiten, die sich speziell zur Konservierung der sehr labilen Strukturen in der Nebenniere besonders eignete, wie ich an anderem Orte ausgeführt habe.

Die Erfahrungen, die ich damals an dem einwandfrei konservierten Material von Cavia, Erinaceus, einigen Affen und menschlichen Foeten über die Darstellbarkeit bisher noch nicht genügend geklärter Strukturen in den Zellen und das gleichzeitige Nichtvorhandensein zahlreicher von verschiedenen Autoren geschilderter Details sammelte, ließen es wünschenswert erscheinen, mit Hilfe dieser Methodik die vergleichend-histologischen Verhältnisse der Nebenniere bei einer großen Anzahl von Vertretern der verschiedensten Säugerordnungen durchzuprüfen. Bei der Durchsicht der auf diesem Gebiete so zahlreichen Literatur bemerkt man, daß dies noch keineswegs mit entsprechender Technik bisher ausgeführt wurde.

Es ist jedenfalls von großem Wert, nachdem man eine gewisse Variation der Bildung und Anlage eines noch so viele Rätsel bieten-

den Organes wie die Nebenniere kennen gelernt hat, dessen Verhalten bei den verschiedensten Säugern auf Grund eines möglichst umfassenden Materials zu prüfen. Allerdings lehrt das physiologische Experiment, daß die Sekrete der Drüsen mit innerer Sekretion in ihrer Wirkung nicht artspezifisch sind. Wir machen die Erfahrung, daß der Extrakt, den wir aus der Nebenniere etwa eines Meerschweinchens gewinnen, seine charakteristische Wirkung ebensowohl an den Organen des Meerschweinchens als auch irgend eines anderen Säugers, ja sogar beim Frosch zeigt. Auch umgekehrt läßt sich an den Organen des Säugetiers die Wirkung des Sekretes einer Amphibiennebenniere nachweisen. Wenn wir daher bei zwei verschiedenen Tierarten eine auffallende Verschiedenheit in der Morphologie der Nebenniere finden, so ist die im Extrakt nachgewiesene Adrenalinproduktion noch gar kein Anhaltspunkt für die Erklärung dieser Strukturen und wir können sie nicht als funktionelle Strukturen mit Bezug auf die Produktion dieses chemisch definierten Sekretes auffassen. Es liegen aber mehr als genügend Anhaltspunkte vor, daß die Adrenalinproduktion nur ein Teil der Nebennierenfunktionen sein muß, und daß insbesondere die Rindensubstanz, die Zwischenniere, sehr wichtige, andere Funktionen ausübt. Die genaue Kenntnis der verschiedenen Bauvariationen des Organes bei den einzelnen Säugerarten ist die Voraussetzung für entsprechende Rückschlüsse auf die Beziehungen zu deren physiologischer Rolle bei den betreffenden Tieren.

Die sich anschließende Frage, inwieweit bei den, durch die gleichen systematischen Merkmale als nahverwandt bezeichneten Tieren, die histologischen Details solcher Organe übereinstimmen, die anscheinend der direkten Beeinflussung durch die Faktoren der Lebensweise nicht wie etwa die Haut, das Skelettsystem, Sinnesorgane und Verdauungstrakt unterworfen sind, ist von Interesse. Die Auffindung von charakteristischen Gruppenmerkmalen histologischer Natur an einem derartigen Organsystem wird geeignet sein, die Auffassung von der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft der Tiere zu stützen, allfällige Abweichungen vom Typus — es sind uns ja deren solche schon unter den makroskopischen Verhältnissen bekannt — werden aber vielleicht als Hinweis auf ursächliche Faktoren physiologischer Natur aufgefaßt werden dürfen.

Wenn man etwas Derartiges für die Morphologie der Nebenniere durchführt, muß es sich herausstellen, ob die näheren Verwandten innerhalb einer Ordnung, die durch Körperform, Proportionen, Haut-

und Haarbeschaffenheit usw. sich abgliedern, auch in bezug auf den Bau dieser Drüse gemeinsame Eigenheiten besitzen. Auf diese Weise mag der erste Schritt zu einem späteren Verständnis der Morphologie des Organs angebahnt werden. Vielleicht erleben wir es auch hier, daß morphologische Tatsachen, wenn sie nur überhaupt einmal als Konstanten festgestellt sind, später eine physiologische Erklärung finden. Die Frage des spezifischen Baues eines einzelnen Organsystems bei den verschiedenen Tieren ist in ganz ungleicher Weise nur für manche Organe bruchstückweise bisher bekannt. Einzelne Systeme wie Muskeln, Herz, Leber lassen erst bei einer eingehenden zytologischen Untersuchung, wie etwa Schiefferdeckers Maßangaben über die Vogelmuskeln, die arteigenen Unterschiede erkennen; bei Organen, die stark durch die Beziehungen zur Außenwelt beeinflußt werden, sind sie viel auffallender, wie Rabls Untersuchungen über die Linse zuerst gelehrt haben.

Es finden sich da Organsysteme, bei denen für die innerhalb einer Ordnung zusammengefaßten verwandten Tiere gewisse bei den Angehörigen anderer Ordnungen nicht auffindbare Merkmale als gemeinsames Charakteristikum nachzuweisen sind. So glaube ich nachgewiesen zu haben, daß das Labyrinth der verschiedenen Insektivoren untereinander bestimmte Merkmale aufweist, ebenso dasjenige der Primaten. Dieses Verhalten des feineren Zellbaus bei verwandten Tieren ist eigentlich auf Grund der herrschenden phylogenetischen Anschauungen zu erwarten. Und wenn wir dagegen in anderen Fällen bei demselben Gewebe scheinbar nahe verwandter Tiere auffällige Unterschiede im Baue finden, beispielsweise im Aufbau der Placenta verschiedener Nagetiere oder der Netzhaut der Makro- und Mikrochiropteren und dergleichen, so drängt sich uns die Frage auf, ob diese spezifischen, morphologischen Verhältnisse etwa durch physiologische Ursachen im Leben des Tieres sich erklären lassen. Sind wir auch, von wenigen morphologischen Anpassungen abgesehen, noch gänzlich außerstande, auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit solche Zusammenhänge festzustellen, so ist doch die Konstatierung solcher zytologischer Besonderheiten schon heute von Interesse, insbesondere bei solchen Organen, deren Physiologie noch nicht näher geklärt ist. Speziell finden wir aber bei der Untersuchung der Nebennierensysteme höchst merkwürdige, vorläufig recht unverständliche Tatsachen — man kann sagen, daß der aufmerksame Beobachter fast für jede einzelne Art Charak-

teristika herausfinden kann, die nicht nur an der Uebersicht der Zellschichtung des Organs, sondern unter Umständen auch schon an einer Gruppe von wenigen Zellen die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Tierart erkennen lassen. Auch bei den Gebilden solcher Organsysteme, die durch äußere Faktoren beeinflußt werden, wie etwa die Haut und die Haare, sind wir weit davon entfernt, etwas darüber sagen zu können, weshalb gerade diese oder jene morphologische Eigenart sich ausgebildet hat, aber in vielen Fällen lehrt doch die Vergleichung verwandter Tiere, daß Uebergänge von dem einen zum anderen Typus sich auffinden lassen.

Nichts läßt dagegen uns vorläufig dafür eine Erklärung finden, warum speziell bei Cavia, bei Capybara, bei Coelogenys und Myopotamus eine so besonders voluminöse und eigentümlich gebaute Nebenniere sich findet, während andere Nager mit in den wesentlichen Punkten gleicher Lebensweise einen derartigen Aufbau des Organes nicht zeigen. Die bisherigen Ergebnisse über die Organe mit innerer Sekretion lassen sehr schwer dafür eine Erklärung finden, warum bei angeblich nahe verwandten Tieren deren Zellen abweichende, morphologische Eigenheiten entwickeln. Ein derartiger Nachweis wird dafür ein Fingerzeig sein, daß sich hier bisher unaufgeklärte Eigenheiten in der Physiologie des Tieres finden müssen. Nur von unseren Laboratoriumstieren sind wir einigermaßen über physiologische Einzelheiten unterrichtet, die eventuell mit den Organen der inneren Sekretion Beziehungen haben können und es sind im Falle der Nebenniere gewisse Hinweise vorhanden, welche an Beziehungen des Organs zur Dauer der Gravidität, zur Enge der Beziehungen zwischen Muttertier und Frucht und den Leistungen des Organismus während und nach der Gravidität denken lassen. Die Frage, ob die bei den Nagern konstatierbare Beeinflussung der Nebenniere durch die Vorgänge im Genitalapparat sich auch bei anderen Säugerordnungen ausprägt, zu untersuchen, bietet schon wegen der Materialbeschaffung gewisse Schwierigkeiten. Wie schon erwähnt wurde, kommt eigentlich nur ganz frisches, womöglich vermittelst Durchspülung konserviertes Material für eine derartige Untersuchung in Betracht und es erscheint leider vorläufig die Klärung der Frage beim Menschen, wenn man den Faktor der postmortalen Veränderungen und durch ungenügende Fixierung bedingter Kunstprodukte ausschalten will, ganz aussichtslos. Legt man an die Präparate jenen Maßstab an, den man auf Grund der Erfahrung an in geeigneter

Weise konservierten, tierischen Objekten gewonnen hat, so muß man sagen, daß entsprechend gut erhaltenes menschliches Material überhaupt nicht zur Untersuchung gelangt und (operative Entfernungen normaler Nebennieren kommen wohl überhaupt nicht vor) nur im Falle, daß eine Durchspülung am Material eines Hingerichteten sofort vorgenommen würde, zu erhalten wäre.

Die Absicht, mehrere Tiertypen in bezug auf die eben genannten Beziehungen zu untersuchen, konnte ich leider nicht ausführen, weil die nötigen Serien von Tieren sich nicht beschaffen ließen, doch kann ich auf Grund meines Materials die Verhältnisse bei Talpa schildern, wie ich es früher bei Cavia getan habe und es inzwischen von Kolde bei Lepus, von Colson bei Vesperugo geschah. Um bei einem in seiner Funktion und seinen Beziehungen noch so wenig bekannten Organ, wie die Nebenniere es ist, Aufschlüsse über seine Beziehungen zu anderen Organen zu bekommen, könnte man auch daran denken, ähnlich wie Houssay und sein Schüler Lariboisière es getan haben, durch Messung und Wägung bei den einzelnen Tieren die Beziehungen der Gewichte der einzelnen Organe, der Größe der Hautoberfläche, der Menge der Hautanhänge usw. zur Gewichtsentwicklung und Oberflächenentwicklung der Nebenniere zu ermitteln. Leider ist gerade bei der Nebenniere diese Methode, die ganz interessante und überraschende Aufschlüsse liefern kann, wie aus jenen Arbeiten hervorgeht, nicht anwendbar. Wir wissen ja, daß wir durch Bestimmung der Größe und des Gewichtes der Nebenniere kein Maß bekommen für die Gesamtmengen der in einem Tierkörper vorhandenen Zwischennieren — beziehungsweise — Paragangliensubstanz, welche erfahrungsgemäß ja auch von der eigentlichen Nebenniere weit entfernt, in ansehnlichen Mengen gefunden werden können. Aus ähnlichen Gründen habe ich es deshalb auch im ganzen vermieden, Größen- und Gewichtsangaben bei den einzelnen besprochenen Tierarten und bei verschieden gearteten Individuen zu machen. Das auch schon deshalb, weil Maß und Gewicht wesentlich von unberechenbaren Faktoren, wie Blutfülle, respektive Gehalt an durchspülter Fixationsflüssigkeit usw., in weitem Maße abhängig sein können.

In vielen Fällen wäre auch bei der Schwierigkeit der Beschaffung des seltenen Materials eine derartige Bestimmung unmöglich gewesen, da ich auf in Sammlungen vorhandene, einzelne Organe von Tieren angewiesen war. So konnte ich im wesentlichen nur die mikro-

skopisch-anatomischen und zytologischen Verhältnisse der Nebenniere und bei einer Anzahl von Tieren auch des Genitales verwerten. Aus den Befunden von Sternberg, welcher sich der Mühe unterzogen hat, eine große Anzahl von Nebennieren zu wägen, geht übrigens mit genügender Deutlichkeit hervor, daß durch die Wägung das, was sich aus der histologischen Betrachtung über die Wachstumsvorgänge ergeben hat, ohne weiteres bestätigt wird. Ich habe es aber auch deshalb bei der Untersuchung des Einflusses der zyklisch verlaufenden Vorgänge im Genitale auf das Verhalten der Nebenniere neuerdings wieder vermieden, Maße und Gewichte bei Talpa festzustellen, um durch das Belassen des Organs in situ irgendeine Schädigung des Organparenchyms zu vermeiden. Dagegen kann man sich durch eine einfache Methode einigermaßen über die Größenverhältnisse dadurch orientieren, daß man aus einer in der Richtung des größten Längsschnittes geschnittenen Serie des Organs den größten Längsschnitt in verschiedenen Fällen bei der gleichen Lupenvergrößerung herauszeichnet. Die so erhaltenen Umrisse von Mark und Rinde geben ein mindestens ebenso brauchbares Resultat als Wägungen eines so verschiedenartigen Materials.

Zu berücksichtigen waren Ausbildung und Deutlichkeit der Gliederung der Rinde in einzelne Schichten, charakteristische Anordnung der Elemente in den Schichten, Fettspeicherung, Pigmentbildung, Corps siderophils, Hervortreten des Sphärenapparates, Besonderheiten der Kerne, Degenerations- und Zerfallsvorgänge, Häufigkeit von Zellneubildung, Bindegewebs- und Gefäßanordnung sowie Nerven. Unter Berücksichtigung der genannten Kennzeichen läßt sich eine entsprechend genaue Charakteristik der einzelnen Rindenformationen geben, während für die Marksubstanz der Grad des Konnexes mit der Rindensubstanz das Verhalten der Markrindengrenze, Form und Variabilität der Markzellen, Größe und Deutlichkeit des Zentrenapparates, das Verhalten des Kernes und der Kernkörperchen wechselnde spezifische Eigenheiten darbieten.

Was die im nachstehenden wiedergegebenen Details betrifft und die zahlreichen von mir gefundenen Eigenheiten der Zellarten bei den einzelnen Tieren, so möchte ich von vornherein den Einwand zurückweisen, als ob es sich bei diesen Dingen um eventuelle Kunstprodukte infolge ungeeigneter Fixation, nur teilweisem Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten, Schrumpfungen, Herauslösen einzelner Zellbestandteile bei der Nachbehandlung handeln könnte. Es wer-

den zumeist in ganz gleicher Weise konservierte Gewebe beschrieben. Randwirkung und ungleiches Eindringen fällt infolge der Durchspülung bei den meisten Objekten, wenn nicht ausdrücklich das Gegenteil bemerkt ist, fort. Die Erfahrung an mehr als 100 Nebennieren von Cavia und anderen Tieren haben mir gezeigt, daß die von mir bevorzugten Fixierungsflüssigkeiten für die zytologische Erhaltung der Nebenniere tatsächlich besonders geeignet sind und daß weder von ihnen als Kunstprodukte zu deutende Veränderungen der Zellen verursacht, noch auch mit anderen als gut anerkannten Fixantien darstellbare Strukturen unter ihrer Einwirkung wesentlich verändert oder umgewandelt werden.

Auch hat es sich bei vielfachen Versuchen gezeigt, daß es mit keiner der zahlreichen von den verschiedensten Autoren empfohlenen Fixierungsflüssigkeiten ohne Durchspülung möglich ist, entsprechend gute, gleichmäßige, und auch die tieferen Schichten des Organes erhaltende Konservierungen zu bekommen. Das Zerlegen der Nebenniere in Scheiben, auch wenn es mit einem sehr scharfen (Behrschen Staarmesser) ausgeführt wird, kann leicht die Struktur verändern und es sind dann an solchen Stücken nur ganz wenige Schnitte, die zwischen der verletzten Oberfläche und den tiefer liegenden, nicht rasch genug fixierten Partien liegen, für zytologische Untersuchungen geeignet. Menschliches Material leidet, auch wenn es sehr frisch der Leiche entnommen werden kann, unter diesem Uebelstand und derselbe Einwand muß bei allen nach dem Tode des Tieres in toto oder in Scheiben zerschnittenen Nebennieren gemacht werden. Als Kriterium für die gute Erhaltung kann man das deutliche Hervortreten des Diplosoms, der Sphäre, und das Erhaltenbleiben einer kontinuierlichen Zellkontur ansehen.

Den Forderungen einer guten zytologischen Erhaltung ist fast nur Colson nachgekommen, doch ist sein Verfahren nur an so kleinen Nebennieren, wie die von Fledermäusen durchführbar und nicht geeignet, Mark- und Rindenzellen maximal unterscheidbar darzustellen. Die von mir bevorzugte Fixation konserviert alle Elemente des Organs gleichmäßig, allerdings ohne das Adrenalin ganz zu erhalten. Die Marksekretion mußte daher, wie geschildert werden soll, in anderer Weise bei einigen Tieren untersucht werden.

II. Material und Technik.

Verfügt man über ein größeres, viele Säugerordnungen umfassendes Material, so ist man viel eher imstande, den Wert einzelner, nicht konstanter Befunde an den Organen beurteilen zu können. Aus naheliegenden Gründen ist dies nur bei den wenigsten Organsystemen von den Autoren in entsprechendem Maße berücksichtigt worden, da es außerordentliche Schwierigkeiten macht, die Organe der verschiedenen Tiere in einem Zustand zu erhalten, der sie für feine zytologische Untersuchungen eignet. Glücklicherweise ist es mir im Laufe einiger Jahre gelungen, ein ansehnlicheres, vergleichend-anatomisches Material zu sammeln. Außerordentlich gefördert wurde ich dabei durch Herrn Professor Tandler, der mir in munifizentester Weise die Nebennieren zahlreicher, seltener Säuger zur Verfügung stellte, die in seinem Institute in der von mir angegebenen Weise in toto überlebend durchspült worden waren. Natürlich mußte ich auch anders konservierte Nebennieren seltener Tiere berücksichtigen, von denen ich eine Anzahl durch Herrn Professor Hochstetter und Professor Lorenz v. Liburnau, Direktor am naturhistorischen Hofmuseum, erhielt, denen ich gleichfalls meinen Dank hier aussprechen will, für einiges menschliche Material bin ich Prof. Landsteiner verpflichtet.

Mein Untersuchungsmaterial umfaßte Vertreter fast aller wichtigsten Säugerordnungen, wie folgt:

Untersuchte Tiere:	Art der Konservierung:	Frühere Untersucher:
Monotremen:		
Echidna aculeata	altes, schlechterhaltenes Alkoholmaterial	Elliott und Tucket
Ornithorhynchus	altes, schlechterhaltenes Alkoholmaterial	Elliott und Tucket
Marsupialier:		
Metachirus opossum ♂	lebend durchspült, Bichromat - Formol-Essigsäure	
Didelphys dorsigera ♀	frisch verstorb. Zenker	
Macropus spez? ♀♂	Formolmat. u. Kopsch	Landau
Onychogale lunata	altes Alkoholmaterial	
Trichosurus vulpecula	altes Alkoholmaterial	

Untersuchte Tiere:	Art der Konservierung:	Frühere Untersucher:
Insectivoren:		
Erinaceus ♂♀	6 lebend durchspülte Exemplare	Holmgren, Pilat, Diamare
Talpa ♂♀	50 lebend durchspülte Tiere (Bichr.-Form.-Subl.-Ess.)	Soulié
Sorex vulgaris ♂♀	lebend durchspült, gravid und frisch verstorben Zenker	
Chiropteren:		
Pteropus medius ♂	lebend durchspült, (Bich.-Form.-Ess.)	Poll (Foetus)
Vesperugo noctula ♂♀	mehrere Exemplare, Sommer und Winter	Colson
Vesperugo pipistrellus ♀	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Subl.-Ess. und Kulls Fixation	
Xenarthra:		
Dasypus septemcinctus ♂♀	2 Exemplare, lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Tatus novemcinctus	Foetus, Formolmaterial	
Tamandua tetradactylus	schlecht erhaltenes Alkoholmaterial	
Tamandua bivittata	,, ,, ,,	
Myrmecophaga jubata	Foetus, Formolmaterial	
Rodentia:		
Mus var. albin. ♂♀	viele lebend durchspülte Exemplare	Die meisten älteren Untersucher, Roud.
Mus ratus albin ♂♀	viele durchspülte Exemplare	
Myopotamus coypu ♂	Formolmaterial	
Hystrix cristata ♂	altes, schlechtes Alkoholmaterial	
Hydrochoerus capybara ♂	schlechtes Alkoholmaterial	Hyrtl
Cricetus frumentarius ♂	lebend durchsp. Zenker	
Spermophilus citillus ♂	lebend durchsp. Zenker	
Arctomys marmotta ♂	lebend durchspült, Bich.-Form.-Ess.	Bonnamour

Untersuchte Tiere:	Art der Konservierung:	Frühere Untersucher:
Lepus cuniculus ♂♀ auch Foeten	3 lebend durchspülte verschiedene Fixationen	Hultgren u. Anderson, Kolde fast alle älteren Untersucher
Cavia cobaya ♂♀ viele Foeten	50 lebend durchspülte Tiere	Guyesse, Mulon, Fuhrmann, Pfaundler, Ciaccio, da Costa usw. und fast alle älteren Untersucher u. Experimentalforscher
Carnivoren:		
Viverra malaccensis ♀	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Nasua rufa	lebend durchspült,	
Procyon lotor ♀	,, ,,	
Herpestes Mungo ♂	,, ,,	
Mustela foina ♀	,, ,,	
Putorius vulgaris ♂	,, ,,	
Felis catus ♂♀	,, ,,	
Canis familiaris ♀♂	viel Exemplare verschiedenen Alters in verschiedener Weise fixiert abweichen der Rassen	Günther, Landau, da Costa, alle älteren Untersucher, Günther, Mulon, Landau, Flint, Elliott
Canis vulpes ♂	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Felis pardus ♀	Formolmaterial	
Melursus ursinus ♂	Formolmaterial	
Ungulata:		
Elephas indicus ♀	erwachsen, weiblich, 2 Exemplare und 9 Monate alt weiblich	
Rhinoceros unicornis	Formolmaterial	
Sus scrofa, Foeten	Bichr.-Form.-Subl.Ess.	Wiesel, Dostoiewsky
Equus caballus ♀♂	in verschiedener Weise fixiert	Alle älteren Untersucher Mulon, Dostoiewsky
Capra hircus ♀♂	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Bos taurus	in verschiedener Weise fixiert	Kölliker, ältere Untersucher, Stilling, Pellegrino, Babes
Ovis aries	in verschiedener Weise fixiert	

Untersuchte Tiere:	Art der Konservierung:	Frühere Untersucher:
Tragulus javanicus ♀	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Camelopardalis giraffa ♂	ziemlich frisch, verschieden fixiert	
Cetacea:		
Phocoena communis ♂	1 m langes Exemplar, Formol-Bichromat	
Primaten	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Lemur rufifrons ♂	lebend durchspült	
Lemur catta ♂	,, ,,	
Lemur macaco ♂	,, ,,	
Hapale jacchus	,, ,,	
Saimiris sciurea ♂	, ,,	
Ateles hypoxanthus ♂	,, ,,	
Cebus albifrons	nach dem Tode fixiert, Bichr.-Form.-Ess.	
Macacus rhesus ♂	lebend durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Macacus sinicus ♂	lebend durchspült, Formolmaterial	
Ders. totgeboren		
Macacus cynomologus ♂	lebend durchspült	Landau
Cynoscephalus hamadryas	,, ,,	
(Anthropoiden):		
Hylobates syndactylus	sehr gut in den Tropen konserviertes Alkoholmaterial	
Satyrus Orang ♂	Formolmaterial	
Troglodytes niger ♂	älteres Exemplar, Zenker, jüngeres, moribund durchspült, Bichr.-Form.-Ess.	
Gorilla gina ♂	Formolmaterial	
Homo ♀♂	neugeborene, nach Craniotomie an lebenden Früchten lebenswarm konserviert	
Homo ♀♂	Foeten des 3., 4., 5., 6., 7., 8., 9. Monats, zum Teil lebenswarm durchspült	

Anm. Während des Druckes wurden noch Nebennieren von Felis leo ♂, Sciurus vulgaris ♀, Fiber cibethicus ♂♀ und Hippopotamus amphibius ♀ untersucht, es konnten hier die diesbezüglichen Ergebnisse nur bei der Zusammenfassung verwertet werden.

In zytologischer Hinsicht einwandfrei vergleichbar waren natürlich nach meinen Erfahrungen nur die in der gleichen, geeigneten Weise, 38 verschiedenen durchspülten Tiere. Für die Erkennung etwas gröberer, mikroskopisch-anatomischer Verhältnisse war aber auch allerlei schlechter konserviertes Material verwendbar und mußte verwendet werden, da ja eine andere Beschaffung des Materials technisch undurchführbar war. Es wird in solchen Fällen jedesmal ausdrücklich diese Konservierung vermerkt. Die Nebenniere verschiedener seltener Objekte mußte ich soweit wie möglich berücksichtigen, wenn auch gegebenenfalls Alter und Geschlecht des Tieres sich nicht mehr feststellen ließ und auch die Todesursache des Tieres in allen diesen Fällen nicht festzustellen war. Ich bemerke ausdrücklich, daß solches Material selbstverständlich bei der Untersuchung feinerer Verhältnisse nicht verwertet wurde.

Außer der Untersuchung von Objekten, welche mit Kaliumbichromat-Formol-Eisessig und Bichromat-Formol-Sublimat-Eisessig durchspült worden waren, wendete ich in Fällen, wo nach dem Tode des Tieres konserviert werden mußte, auch die Kopsch sche Fixierungsflüssigkeit an und gewöhnlich daneben zur Fixierung anderer Scheiben, die mit dem Staarmesser hergestellt worden waren, eine der erstgenannten oder auch das von Cerfontaine empfohlene Pikrinsäure-Formol-Alkohol-Eisessig Gemisch, das ich aus längerer Erfahrung überall da anzuwenden empfehlen kann, wo es sich darum handelt, relativ voluminöse Stücke rasch zu durchdringen, da die hohe Konzentration des Gemisches die rasche Konservierung selbst schwer permeabler Stücke am sichersten von allen mir bekannten Fixierungen gewährleistet; die Quellung des Bindegewebes muß man allerdings dabei in Kauf nehmen, sie ist aber für viele Zwecke nicht sehr störend, wenn man bei der Nachbehandlung Wasser anzuwenden vermeidet.

Zum Studium der phaeochromen Zellen dienten neben der Kopsch schen Flüssigkeit, auch Altmanns, Kolsters, Mislawskys und Kulls Lösungen. Sie alle sind nur an dünnsten Scheiben anwendbar.

Die von vielen Autoren angewendeten sonst so bewährten Flüssigkeiten Flemmings, Bendas und Hermanns, sind wie zahlreiche Versuche bei verschiedenen Tieren mich lehrten, für die Gewebe der Nebenniere durchaus ungeeignet, indem unter Schrumpfung der Kerne und Deformation der Zellen eine ungenügende

Erhaltung der Elemente, selbst in den oberflächlichsten Schichten erzielt wird.

Die Härtung der Objekte wurde mit besonderer Vorsicht in langsam steigendem Alkohol vorgenommen und nach gründlicher Durchtränkung mit Celloidin die Einbettung in 4 % Celloidin und Ueberführung in Paraffin genau nach der Vorschrift Apáthys ausgeführt. Die aufgeklebten Schnitte von 5, 10 und 15 μ wurden mit Eisenhämatoxylin oder dem Heldschen Molybdänhämatoxylin mit oder ohne Beizung gefärbt und mit Rubin „S" oder auch Erythrosin nachgefärbt. Daneben wurden an geeignet fixiertem Material die Granula-(Mitochondrien)färbungen nach Regaud und Kull durchgeführt. Die Technik der Gefrierschnitte und die damit verbundene Untersuchung der Lipoide konnte leider natürlich infolge der Eigenart des Materials nicht berücksichtigt werden. Zur Darstellung der marklosen Nerven wurde neben dem Verfahren von Bielschowsky-Pollak hauptsächlich die Silberreduktionsmethode von Ramon y Cajal nach Vorfixation in ammoniakalischem Alkohol mit sehr gutem Erfolg durchgeführt, während die Chromsilbermethoden und die vitale Färbung nicht befriedigten; zur Darstellung der Netzapparatstrukturen erwies sich die Uransilbermethode von Cajal der Arsensilbermethode von Golgi wesentlich überlegen. Das Bindegewebe wurde nach Mallory oder durch die Uransilber-, respektive Tanninsilbermethode hervorgehoben.

Ueber die durch das Vorhandensein von Lipochromen und Pigment bedingte Färbung der Nebenniere auf dem Querschnitt in frischem Zustande konnte ich mich nach der Art meines Materials und der Konservierungsmethodik nur ausnahmsweise unterrichten und das Konstatieren am gefärbten Schnitte ist nicht ganz einwandsfrei. Deshalb wurden bei allen Objekten ungefärbte Schnitte, aus denen das Paraffin durch Xylol entfernt war, angesehen, wobei sich jede Spur von Pigmentbildung, besonders wenn man Immersion anwendet, dokumentiert.

Nur bei einzelnen Typen erlaubte mir mein Material auf die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Zellen einzugehen. In dieser Hinsicht ist gerade dieses Gebiet schon außerordentlich eingehend von Wiesel, Kohn, Soulié, Poll, Roud, zuletzt von Colson untersucht worden und nur die feinere zytologische Analyse bietet noch etwas Neues. Hier konnte ich bei Talpa, Cavia und speziell beim Menschen über vorzüglich kon-

serviertes Material verfügen und deshalb manche Details besser erkennen als es den bisherigen Untersuchern gelungen war.

Auch war es mir möglich von Tatus novemcinctus, Didelphys, Myrmecophaga, Erinaceus, Sorex, Mus rattus, Coelogenys paca, Lepus cuniculus, Macacus sinicus, Felis, Foeten, respektive neugeborene Exemplare zu untersuchen.

Es wurden immer Querschnitte der Nebenniere untersucht, daneben womöglich auch Längsschnitte angesehen. Um Mißdeutungen zu vermeiden, sei erwähnt, daß als Querschnitt immer die auf die größte Längsdimension des Organs senkrechte Richtung verstanden sein soll, die bei der wechselnden Lage und Form der Säugernebenniere zu den Körperrichtungen natürlich sehr verschieden ist, indem etwa bei Dasypus der Querschnitt der der Niere cranialwärts aufgelagerten Nebenniere cranio-caudal verläuft, bei Myopotamus und Lemuren wieder dagegen senkrecht auf die Wirbelsäule und so weiter.

Die Abbildungen wurden mit dem Zeichenapparat oder durch direkte Projektion, oder photographisch mit Hilfe der Greil schen Nernstlampe und Gelbfiltern mit den Apochromaten von Zeiß 16, 8, 4, 3, 2, 1,5 mm und Winkel Apochromat 25, 40 mm, Luminar 70 und 50 mm mit Projektionsokular Zeiß 4 oder Komplanatokular Winkel 4 hergestellt.

III. Histologie der einzelnen Tiertypen.

Ueber die Monotremen liegen schon Angaben von Elliott und Tuckett vor, welche den abweichenden Aufbau der Nebenniere bei dieser Gruppe beschrieben und schon erkannten, daß es sich hier um besonders primitive Verhältnisse handle.

Echidna aculeata.

Die Nebenniere des Ameisenigels ist in bezug auf ihre Lage und ihre Form sowie die Größe ganz ähnlich der anderer niederer Säuger. Insbesondere zeigt Lage und Form gewisse Aehnlichkeit mit der der Xenarthra. Betrachten wir dagegen das Organ auf dem Querschnitt (die Fixierung des mir vorliegenden Materials war keine einwandfreie), so sehen wir von allen übrigen Säugern abweichende Verhältnisse, die geradezu an das Verhalten der Nebenniere bei den Sauropsiden erinnern. Wir finden nämlich keine so vollständige Trennung von Mark und Rinde, wie bei den übrigen Säugern. Obwohl die Oberfläche des Organs ganz von der Rinde gebildet ist, erscheint

die Marksubstanz, die ziemlich voluminös ist, in gröbere Pakete aufgelöst, zwischen die sich Stränge der Rindensubstanz bis zur Mitte des Organs hinein einschieben. Die Kapsel ist zart, die gewöhnliche Anordnung der Schichten ist nicht mit Sicherheit zu erkennen, wir finden Zelltypen, die als Elemente der Glomerulosa aufgefaßt werden müssen, nicht nur oberflächlich, sondern an vielen Orten, auch an der Rinden-Markgrenze und dort, wo Rindenteile ins Mark verlagert sind. Alle Elemente der Rinde sind verhältnismäßig sehr klein und scheinen von außen nach innen zu an Fettgehalt abzunehmen, eine Unterscheidung zwischen Fasciculosa und Reticulariselementen war unmöglich. Ueberall wo Rinde und Mark aneinanderstoßen, ist eine deutliche, bindegewebige Markkapsel ausgebildet. Die Markzellen liegen in kleinen Ballen, sind unregelmäßig polyedrisch geformt, und etwas größer als die größten Rindenzellen. Sie besitzen runde Kerne. Das Bindegewebe innerhalb des Markes ist kräftig ausgebildet, Nerven und Ganglienzellen habe ich nicht gesehen. Sämtliche Zellen der Rinde enthielten eine Menge von mit Eisen-Hämatoxylin intensiv färbbaren, unregelmäßig verteilten Granulis. Innerhalb der Rinde finden wir von Bindegewebe umgeben, aber auch bis in die zentralsten Partien des Markes verfolgbar, kräftige Bündel von quergestreiften Muskelfasern. Ich konnte in einem solchen Bündel über 50 Faserquerschnitte zählen, die verschiedenes Kaliber zeigten. Dieser Befund von quergestreifter Muskulatur steht vorläufig in der Nebenniere einzig da und ich war leider nicht imstande, die Lagebeziehung dieser Muskelbündel sicher festzustellen. Nur bei dem einen Bündel konnte ich feststellen, daß es innerhalb der Marksubstanz spitz endete. Auch Muskelspindeln dürften in diesem Bündel enthalten sein. Es sei hier daran erinnert, daß bei einzelnen Tieren auch in der Hypophyse und Thyreoidea quergestreifte Muskelfasern konstatiert wurden.

Ornithorhynchus paradoxus.

Die Nebenniere des Schnabeltieres konnte ich leider nur an altem Alkoholmaterial, das kaum mehr eine Kernfärbung zuließ, untersuchen. Die der Lage und Größe nach dem Organe von Echidna ähnliche Nebenniere zeigte, soweit sich überhaupt noch histologisch daran etwas erkennen ließ, ähnliche Durcheinanderlagerungen der Rinden- und Marksubstanz wie diese.

Metachirus opossum.

Die Nebennierenrinde läßt die 3 Schichten deutlich erkennen. Die Glomerulosa besitzt kleine Zellen mit verhältnismäßig sehr großen Kernen, an denen Zerschnürungsfiguren der amitotischen Kernteilung, daneben aber auch Mitosen beobachtet werden. Die größeren Zellen der Fasciculosa sind teilweise ganz durchsetzt mit Lipoidvacuolen. Auch hier finden sich manche der voluminösen Kerne in mitotischer Teilung. Neben den Mitosen finden sich in der Fasciculosa Amitosen mit den ersteren (ein seltener Fall) alternierend. (Abb. 25, 1.) Die Zellen der Reticularis sind wieder kleiner und ihr Protoplasma ziemlich stark färbbar, in manchen finden sich schmal bündelförmige „Corps siderophiles“ (Abb. 55). Pigmentbildung konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Neben den Corps siderophiles finden sich acidophile, gröbere, rundliche Granulationen; Doppelkernigkeit der Zelle ist hier häufig, vereinzelt kommen auch drei und mehrkernige Zellen vor. Die Marksubstanz, die mit der Rinde innigst zusammenhängt, da fast kein Bindegewebe dazwischen entwickelt ist, enthält nicht deutlich abgegrenzte Zellballen, die aus Zellen sehr verschiedener Größe sich zusammensetzen. Neben Zellen mit großem Kern und wenig Protoplasma finden sich sehr große plasmareiche Elemente, in denen die Sphäre deutlich hervortritt. Einzelne Kerne enthalten ein sehr großes basophiles Kernkörperchen (ähnlich wie bei Talpa). Die Marksubstanz besitzt reichlich marklose Nerven, Ganglienzellen konnte ich nicht auffinden.

Didelphys dorsigera.

Die Nebenniere einer weiblichen Beutelratte, die ich einige Stunden nach dem Tode konservieren konnte, zeigte eine wenig gegliederte, ziemlich breite Rinde, in der sich die Glomerulosa hauptsächlich dadurch auszeichnete, daß die Zellen etwas kleinere Dimensionen wie die der anderen Schichten aufwiesen. Die Form dieser Zellen ist unregelmäßig polyedrisch. Dabei steht durchwegs die Längsachse der Zelle senkrecht auf die Rindenoberfläche. Das Protoplasma der Zellen enthält ziemlich viel Lipoidvacuolen und rundliche Kerne. Auffallende Proliferationserscheinungen fehlen in dieser Schichte. In der sich anschließenden Fascicularis besitzen die Zellen dieselbe eigenartig polyedrische Form und Lagerung. Mitotische

Kernteilungen sind ziemlich häufig (Abb. 51). Die Reticularis zeigt etwas kleinere Zellen mit kleineren Kernen. Das intensiv sich färbende Protoplasma enthält nur in einzelnen Zellen größere Lipoidvacuolen. Vielkernige Zellen, 5 und mehr Kerne sind nicht selten (Abb. 36). Gegen die Rindenmarkgrenze zu sehen wir die Rindenzellen unter Pyknotischwerden des Kernes Degenerationserscheinungen zeigen. Stellenweise finden sich auch pigmenthaltige Zellen. Die Markzellen liegen in kleinen Strängen von zahlreichen Bindegewebsbündeln und Venen durchsetzt. Sie sind länglich polyedrisch von Gestalt und enthalten einen ovalen Kern. Die Größe dieser Elemente und des Kerns ist ziemlich wechselnd, vereinzelte Mitosen werden gefunden.

Onychogale lunata.

Das ungenügend konservierte Objekt ließ im wesentlichen ähnliche Verhältnisse erkennen, wie bei den anderen Marsupialiern.

Macropus (Spec.?)

Die Nebenniere eines Riesenkänguruhs, die Species konnte ich leider nicht mehr bestimmen, zeigte unter einer ziemlich derben Kapsel eine scheinbar stark gefaltete Rinde. Diese scheinbare Faltung wird aber nur durch sehr starke Trabekelbildung bedingt und es beteiligt sich daran die innerste Schichte kaum, so daß diese letztere nur wenig in das Mark vorgebuchtet erscheint. Die deutlich entwickelte Glomerulosa enthält in den Zellen ziemlich viel Fett, während die Fasciculosa ganz fettlos erscheint. Die innerste Schichte enthält ein schon makroskopisch als braunschwarzer Streifen sichtbares Pigment in Form von Körnchen. Die voluminöse Marksubstanz ist nicht von einer Kapsel umgeben, ihre Zellen waren schlecht konserviert, zahlreiche Rindeninseln fast ausschließlich aus Elementen der Reticulosa zusammengesetzt und mit auffallend großen Kernen versehen, sind in der Marksubstanz eingeschlossen. Markhaltige Nervenzüge sind vorhanden.

Trichosurus vulpecula.

Die Nebenniere des Fuchskusu zeigt unter einer derben Kapsel eine kaum unterscheidbare, aus sehr kleinen Zellen sich zusammensetzende Glomerulosa, etwas größere Fasciculariszellen, welche wenig Fett enthalten und in auffallend geraden einreihigen Säulen stehen,

während die wieder viel kleineren Zellen der Reticularis durch Querstellung des Längsdurchmessers sich von den anderen unterscheiden. Die scharf sich abhebende Marksubstanz war zytologisch ungenügend erhalten, eine Kapsel um dieselbe nicht vorhanden.

Dasypus septemcinctus ♂ und ♀.

Die Nebenniere von Dasypus ist auffallend groß, im Verhältnis zur Größe des Tieres fast so groß wie die des Meerschweinchens. Sie sitzt dem oberen Pol der Niere hutförmig auf. Auf dem Querschnitt fällt die scharfe Grenze zwischen Mark und Rinde ins Auge, die deshalb so sehr hervortritt, weil eine derbe in der Dicke der äußeren Kapsel gleichkommende kontinuierlich verlaufende Bindegewebskapsel das Mark von der Rinde trennt. Diese Trennung ist deutlicher als bei irgendeinem anderen Säuger. Die Rinde zeigt eine sehr klare Schichtung aus verhältnismäßig sehr kleinen Elementen. Die Glomerulosa grenzt sich recht scharf gegen die Fascicularis ab, diese etwas weniger scharf gegen die Reticularis und als eine vierte Schichte kommt die stellenweise in breite Stränge aufgelöste aus Gefäßen und Bindegewebszellen bestehende Umhüllung der Markkapsel hinzu. Bei beiden von mir untersuchten Individuen waren die Zellen der Glomerulosa auffallend fettreich. Jede Zelle enthielt ein bis zwei große den Kern an Größe übertreffende Fetttropfen. Ueberall finden sich in dieser Schichte zwischen den Zellkomplexen Lumina ausgebildet, die ohne Inhalt erscheinen und deren Hohlraum durch keine endothelialen Gebilde abgeschlossen ist. Die Kerne in dieser Schichte sind durch die Fetttropfen deformiert, es finden sich Bilder von Kernzerschnürung. Die an die genannte Schichte sich anschließende Fascicularis besitzt in ihrem äußeren Teil Zellen mit dunklem Protoplasma und wenig Fettvacuolen, nach innen zu dagegen finden sich in den Zellen reichlich große Fettvacuolen, wie man es etwa beim Meerschweinchen häufig findet. Diese Fettinfiltrationen erscheinen gruppenweise in den Zellen und man findet „Spongiocyten"formen und derart mit Fett gefüllte Zellen, daß sie, da der Kern zur Seite gedrängt ist, im Querschnitt die Siegelringform der Fettzellen durchaus nachahmen. Recht unvermittelt gehen die Stränge der Fascicularis in die der Reticularis über, wo die Zellelemente unter Beibehaltung der gleichen Kerngröße eine gegen die Markgrenze zu immer zunehmende Verringerung der Protoplasmamenge zeigen, so daß dann die zu innerst gelegenen Zellstränge den

Kern nur von einem schmalen Saum von Protoplasma umgeben zeigen. Das Diplosom und die Sphäre treten in den Rindenzellen nur in der Fascicularis deutlich hervor. Mitosen sind höchst selten, in der Reticularis scheinen vereinzelte Amitosen sich abzuspielen. Die Markzellen sind verhältnismäßig klein, der Rinde zugewendet finden sich Pakete größerer Elemente mit etwas mehr Protoplasma und kugelige Ansammlungen von solchen springen in das Lumen der weiten Markvenen vor. Die Sphäre ist auch in den größeren Markelementen kaum zu konstatieren und sehr klein. Irgendwelche Einschlüsse in den Zellen fehlen. Es sind von den Arterien ausgehend kräftige Bindegewebsbalken entwickelt, die die einzelnen Zellengruppen umscheiden. Die arteriellen Gefäße treten in auffallender Weise an der Oberfläche der Rinde dicht unter der Kapsel gelegen hervor. Von ihnen aus erstrecken sich auch Züge von glatter Muskulatur, scheinbar von Gefäßen unabhängig, weit in die Rinde hinein (Abb. 22). Dunkles Pigment fehlt vollkommen. Nervenzüge finden sich spärlich, Ganglienzellen konnte ich in der Marksubstanz nicht nachweisen. Ein Unterschied zwischen dem Bild der männlichen und weiblichen Nebenniere läßt sich nur insofern konstatieren, daß beim Weibchen das Bindegewebe etwas schwächer entwickelt ist, und in der Marksubstanz zahlreiche Lumenbildungen innerhalb der Markzellenballen zu finden sind (Abb. 40).

Myrmecophaga jubata.

Die gut fixierte Nebenniere eines 30 cm langen Foetus dieses Tieres erinnerte in Lage und Form an die von Dasypus, war aber verhältnismäßig bedeutend größer, indem sie schon beim Foetus mehr als die Größe der Nebenniere eines alten Meerschweinchens hatte. Alle 3 Schichten waren zu unterscheiden, allerdings trat die Reticularis nur wenig hervor. In den Zellen aller Schichten waren nur winzige Lipoidtröpfchen vorhanden und sonstige granuläre oder andere Einschlüsse waren nicht zu finden. Die scharf abgegrenzte Marksubstanz enthielt verhältnismäßig kleine Elemente und erschien aber sonst vollkommen ausgebildet. Auch einzelne Ganglienzellen schienen vorhanden zu sein, ebenso markhaltige Faserzüge. Die Rindenelemente der Fasciculosa waren auffallend groß.

Tamandua tetradactylus.

Das leider nur mangelhaft konservierte Material der Nebenniere des kleinen Ameisenfressers zeigte ähnliche Verhältnisse der Schichten wie bei Dasypus. Eine sehr vollständige Trennung von Rinde und Mark und in der innersten Schichte der Reticularis eine breite zellarme Zone von Bindegewebe mit degenerierenden Zellen.

Auch die ebenfalls mangelhaft konservierte Nebenniere von

Tamandua bivittata

zeigte die gleichen Verhältnisse.

Erinaceus europeus.

Die Nebenniere des Igels wurde schon des öfteren untersucht und besonders die Markelemente sind eingehend von Holmgren, Ciaccio, Pilat geschildert worden, da an ihnen in besonders auffallender Weise die Sphären und der Netzapparat zu sehen sind. Ich konnte eine ganze Anzahl von Nebennieren des Igels beider Geschlechter und zu verschiedenen Jahreszeiten, allerdings nicht im Winterschlaf, beobachten. Die Rinde der Igelnebenniere ist gekennzeichnet durch die auffallend geringe Größe ihrer Zellen, die Schichten sind recht deutlich ausgebildet (Abb. 3). Die Glomerulosa grenzt sich schon makroskopisch von der Fascicularis dadurch ab, daß in den Zellen ziemlich viel Lipoidvacuolen vorhanden sind. Man findet in dieser Schichte häufig einzelne besonders große Zellen mit entsprechend großen Kernen, auch die Sphäre und das Diplosom lassen sich selbst in den äußersten Schichten sehen. Diese Kerne können 11 μ im Durchmesser besitzen. Die Zellen der Fascicularis und Reticularis sind kleiner und entbehren der Vacoulisierung, doch lassen sich manchmal mit Eisen-Hämatoxylin in ihnen schollenartige Gebilde nachweisen (die „Pseudochromosomen" der Autoren). In der Reticularis finden wir allerlei Stadien von degenerativen Veränderungen der Zellen, wobei der Kern pyknotisch wird und der Zellkörper stark färbbar und gegen die Markgrenze körnig zerfällt. Einzelne Rindenzellen haben sehr vergrößerte rundliche Nucleolen. An solchen Stellen sind meist auch einige Leukocyten, verschiedenen Typen angehörend, vorhanden. Die Reticularis zeigt übrigens bei den einzelnen Individuen ein recht wechselndes Aussehen. Das Gewebe der Mark-

substanz ist durch kräftige Bindegewebszüge in deutliche Ballen gegliedert, die Rindenmarkgrenze ist aber nicht scharf durch Bindegewebe abgegrenzt, häufig finden sich Inseln von Rindengewebe in der Marksubstanz. Die Markballen erscheinen bald kompakt, in einem anderen Falle wieder umschließen sie Hohlräume, die Blut enthalten oder mit fein krümeligen Massen erfüllt sind. Die verhältnismäßig großen, protoplasmareichen Zellen des Markes zeigen neben dem großen rundlichen Kern die Sphäre mit dem Diplosom, umgeben von einem unregelmäßigen mit Eisen-Hämatoxylin und Molybdän-Hämatoxylin färbbaren körnig-fädigen Gitter, welches an der Außenseite der Sphäre gelegen ist. Dieses „zentrophormien"-artige Gebilde stimmt in Größe, Form und Lage vollständig mit dem Netzapparat der Zelle überein, wie wir ihn durch die Uransilbermethode von Cajal zur Anschauung bringen können. Pilat erwähnt und bildet ab, daß häufig die Substanz der Sphäre über den Netzapparat hinausreicht. Bei bester Differenzierung kann man sehen, daß das Diplosom von einer viel kleineren eigentlichen ovalen Sphäre eingeschlossen ist und um diese Gebilde noch eine zweite Masse herum angeordnet ist; diese Masse ist es, welche nach den Beobachtungen von Pilat über den Netzapparat hinausreichte.

Während bei Fixation mit stärker sauren Reagentien in der Markzelle des Igels das Innere der Sphäre homogen erscheint, finden sich bei Fixation in neutralen oder sehr schwach sauren Flüssigkeiten in derselben kaum optisch auflösbare, schmalste Hohlräume, die manchmal um den innersten Teil der Sphäre herum das Bild eines winzigen Kanälchensystems bieten. Nach außen sich erstreckende Aeste, Beziehungen zu dem durch Eisen-Hämatoxylin oder Uransilber darstellbaren Netzapparat an der Peripherie der Sphäre konnte ich nicht feststellen. Auch einen Zusammenhang des Netzapparates mit der Zelloberfläche und mit außerhalb der Zelle gelegenen Gebilden konnte ich in vorzüglich konservierten Präparaten nicht beobachten, dagegen ließ sich zeigen, daß nicht selten Teile des Netzapparates von bindegewebigen Elementen, die sich durch ihre distinkte Färbung von ersterem mit Sicherheit unterscheiden lassen, berührt werden. Dadurch, daß solche Bindegewebsfasern direkt in die Zellen einschneiden und von deren Protoplasmen umfaßt werden (Abb. 47 u. 62), ist die Ansicht jener Autoren, insbesondere Holmgrens, erklärlich, welche gemeint haben, in dem die Sphäre umgebenden Netzapparat ein von außen in die Zelle eindringendes Gebilde vor sich

zu haben. Zuweilen findet man auch einzelne Kerne, die unter bedeutender Größenzunahme abnorme Formen annehmen und dann bis zu 24 μ Längsdurchmesser besitzen können, es erinnern dann diese Kerne an die merkwürdigen Kernformen, die man in manchen Schichten des Trophoblasts findet und auch in der fötalen menschlichen Nebennierenrinde gesehen werden. Sehr schwer zu deuten sind Bilder, welche zustande kommen, wenn neben einem normalen Kern und der vom Netzapparat umgebenen Sphäre ein zweiter degenerierter Kern sich findet. Bei längerer Untersuchung erkennt man, daß es sich darum handelt, daß eigentümliche amitotische Abschnürungen einer Kernknospe vor sich gehen und unter Erhaltenbleiben des Hauptkernes der abgeschnürte Teil sich so eigentümlich verändert, daß er einem ins Knäuelstadium übergehenden Kern eines Amphibiums ähnlich sieht (Abb. 48, 49, 59). Nerven- und Ganglienzellen findet man im Mark häufig, auch enthält speziell die Rindenkapsel flächenhafte Ausbreitungen von Ganglienzellen sowie auch kleinere und größere Paraganglien.

An der Nebenniere junger Igel konnte ich schon genau dieselben Verhältnisse finden, wie an der der Erwachsenen. Es ließ sich konstatieren, daß die Menge von Rinden- und Marksubstanz ungefähr die gleiche ist, daß die so charakteristischen Eigentümlichkeiten der Markzellen schon voll ausgeprägt sind, vielleicht nur mit dem Unterschiede, daß der Netzapparat etwas weniger deutlich hervortritt, der Sphärenapparat war aber außerordentlich schön ausgebildet, besonders an einzelnen Exemplaren sehr großer Markzellen, welche, wie man es auch beim Erwachsenen findet, einzeln oder in Gruppen in die inneren Rindenpartien verlagert erscheinen.

Bei Männchen erscheint in der Brunst das Organ etwas vergrößert. Paraganglienzellen außerhalb der Nebenniere zeigen dieselben Charakteristika.

Sorex vulgaris.

Die Nebenniere der Spitzmaus, unseres kleinsten Säugetiers (es gelangte ein gravides und ein nicht gravides Weibchen zur Untersuchung), zeigt die Schichtung der Rinde (Abb. 2) nur dadurch ausgedrückt, daß die Glomerulosa kleinere Elemente mit kleineren Kernen und Nucleolen, die Fascicularis größere polyedrische Elemente mit etwas größeren Kernen, die Reticularis nur etwa halb so große Elemente mit kleineren Kernen besitzt. Protoplasmaeinschlüsse und Pigment

vermißte ich, in einem Falle fanden sich mitotische Proliferationserscheinungen. Die Marksubstanz ist gegen die Rinde bei fast vollkommenem Fehlen einer Bindegewebsentwicklung gar nicht abgegrenzt und die beiden zusammenstoßenden Gewebe unterscheiden sich nur dadurch, daß die Markzellen viel voluminöser und zylinderzellenähnlich sind und ein helleres Protoplasma zeigen. Die Gefäße sind durchwegs zart, von nervösen Elementen konnte ich nichts wahrnehmen.

Talpa europaea.

Die Rinde von Talpa läßt zwar die 3 Regionen unterscheiden, ist aber wenig gegliedert. Eine Glomerulosa ist nur durch eine ganz schmale Zone von Elementen angedeutet, deren Kerne und Zellmasse etwas kleiner sind, wie die der Säulen der Fasciculosa. Diese Säulen bestehen meistens aus 2—3 Zellreihen, enthalten niemals besonders große Elemente. Zellteilung gehört zu den größten Seltenheiten, niemals sind die Zellen sehr fettreich, der Zentralapparat der Zelle ist überhaupt kaum nachzuweisen. Die sehr schmale Reticularis unterscheidet sich in ihren Zellelementen kaum von der Fasciculosa, Pigment oder sonstige Zelleinschlüsse werden nicht beobachtet. Häufig finden sich in den inneren Schichten kleinere Hohlräume, die Zellelemente, es handelt sich hauptsächlich um mononukleäre und polynukleäre Leukocyten, enthalten.

Auch die Marksubstanz der Nebenniere von Talpa unterscheidet sich im Baue wesentlich von der des Igels. Die großen vom Netzapparat umgebenen Sphären lassen sich in den Markzellen nicht aufweisen und es finden sich nur einzelne kleine unregelmäßig geformte homogene Einschlüsse, die an die bei Cavia beschriebenen „Keulen"-formationen erinnern. Ein ganz merkwürdiges Verhalten zeigt der Kern der Zellen. Die fast immer kugelrunde Kernmembran enthält ein spärliches Chromatingerüst und einen kleinen, meist sehr dunkel gefärbten Nucleolus. In einer großen Anzahl von Zellen findet sich aber neben dem Nucleolus ein zweiter genau kugeliger aber weniger intensiv sich färbender Körper, welcher sehr groß werden kann und unter Umständen fast die gesamte Kernmembran ausfüllen kann (Abb. 38). Dieses Verhalten findet sich wohl auch bei anderen Tieren, aber nie so häufig und konstant wie bei Talpa. Nerven finden sich nur sehr spärlich, Ganglienzellen sind mir in meinen zahlreichen Präparaten nie zu Gesicht gekommen.

Es hatte sich in meinen Untersuchungen für das Meerschweinchen ergeben, daß die Nebenniere durch Zerfallsprozesse an der Rindenmarkgrenze, die von gewissen mitotischen Regenerationsprozessen abgelöst werden, parallel mit der periodischen Geschlechtsfunktion des weiblichen Organismus Veränderungen durchmacht, die beim Männchen vermißt werden. Ein im wesentlichen gleichartiges Verhalten wurde für das Kaninchen von Kolde konstatiert. Befunde von Verdozzi sprechen für die Laktationsperiode im gleichen Sinne. Es war von Interesse zu untersuchen, ob als Ursache dieser Veränderungen das Auftreten der erhöhten Tätigkeit des Geschlechtsapparates im allgemeinen oder eine spezifische Tätigkeit des brünstigen, schwangeren respektive laktierenden, weiblichen Organismus anzusehen sei und ob ähnliche Vorgänge sich auch im Zusammenhang mit einer periodischen Tätigkeit des männlichen Genitalapparats, wo solche deutlich auftritt, nachweisen lassen. Etwaige positive Befunde in dieser Hinsicht waren am ehesten bei solchen Tieren zu erwarten, welche als sogenannte monoestrale eine verhältnismäßig kurze, einmalige Brunstperiode aufweisen und in der übrigen Zeit des Jahres ein vollständiges Erlöschen des Geschlechtslebens darbieten.

Am deutlichsten unter den leicht erreichbaren einheimischen Tieren zeigen eine derartige einmalige Brunstperiode Fledermäuse und Maulwürfe. Die anfängliche Absicht, Fledermäuse dieser Untersuchung zu unterziehen, scheiterte daran, daß ich während einer großen Zeit des Jahres mir kein Material verschaffen konnte und insbesondere die trächtigen Weibchen in unseren Gegenden sehr schwer zu erhalten sind. Uebrigens wurden diese Verhältnisse schon von Colson ausführlich erörtert. So war es speziell der Maulwurf, von dem 25 Männchen und 35 Weibchen während der verschiedenen Jahreszeiten eingehend untersucht wurden. Auch 8 Stadien von Foeten lagen vor. Es ist vom Maulwurf bekannt, daß die Brunstperiode, die von einer langen Ruheperiode abgelöst wird, einen hochgradigen Saisondimorphismus des Genitales bei beiden Geschlechtern hervorbringt (Tandler und Groß). Da diese Unterschiede so außerordentlich auffallende sind, lag es nahe, die Nebenniere auf gleichzeitige Veränderungen zu untersuchen. Leider ist es erfahrungsgemäß kaum möglich, Maulwürfe längere Zeit in Gefangenschaft zu halten, und dieser Umstand (ich habe es selbst des öfteren beobachtet, daß Maulwürfe schon nach wenigen Stunden Gefangen-

schaft ohne nachweisbare Ursache starben) machte es nötig, immer nur frischgefangene Tiere zu beobachten. Leider ist es aus diesem Grunde mir versagt geblieben, Weibchen unmittelbar nach dem Wurfe mit Sicherheit zu beobachten. Der glückliche Zufall allerdings wollte es, daß in der Nähe meines Arbeitsplatzes ein Nest mit einer Mutter und 5 Jungen ausgegraben wurde, welche vollkommen haarlos waren und noch Reste der eingetrockneten Nabelschnur zeigten. Es dürfte sich auch nach dem Zustande der Organe zu schließen, um Neugeborene oder höchstens 1—2 Tage alte Junge gehandelt haben. Um möglichst gut vergleichbares Material zu erhalten, wurden sämtliche untersuchten Tiere vom Herzen aus in der von mir beschriebenen Art mittels Durchspülung mittels Kalium-Bichromat-Formalin-Sublimat-Eisessig fixiert und nach Freilegung der Organe in der gleichen Flüssigkeit die Präparate einige Tage aufbewahrt, und nach sehr vorsichtigem Härten in Celloidin-Paraffin eingebettet. Vereinzelte Objekte wurden, wenn reichliches Material vorhanden war, auch mit der Regaudschen Methode (Kalium-Bichromat-Formalin) behandelt. Das so erhaltene Material von Talpa ergab Präparate der Geschlechtsorgane und Nebennieren aus den wichtigsten Zeitabschnitten des Jahres und auch Entwicklungsstadien verschiedener Größen. Es scheint der Einfluß der Witterung und speziell der Temperatur auf Eintritt und Ablauf der Brunstvorgänge beim Maulwurf von entscheidendem Einfluß zu sein, da man in unseren Gegenden, je nach den Temperaturverhältnissen der ersten Wintermonate bei beiden Geschlechtern früher oder später den Eintritt der Brunst findet. Es scheinen sich die die eigentliche Spermatogenese einleitenden Vorgänge der Präspermatogenese während des Monates Dezember auszubilden. Ende Januar bis Mitte Februar fällt der Beginn der eigentlichen Spermatogenese, welche wiederum ihren Höhepunkt im März erreicht. Schon Mitte April treten Rückbildungserscheinungen im Hoden auf und im Juni finden wir nur vollständig ruhende Samenkanälchen, die während der übrigen Teile des Jahres geradezu den Geweben des neugeborenen Tieres ähnlich sehen. Ja es fällt direkt schwer bei im Juni gefangenen Tieren in jedem Falle zu entscheiden, ob es sich um ältere Männchen mit abgelaufener Spermatogenese handelt oder um herangewachsene Junge, da die Ende März bis Mitte April geworfenen Jungen oft schon die Größe einjähriger Eltern erreichen.

In den späteren Monaten des Jahres finden wir die Elemente der Samenkanälchen sich immer mehr dem Embryonalzustand nähern, während gleichzeitig die Zwischenzellen des Hodens eine außerordentlich mächtige Ausbildung durch Vermehrung der Zellen sowohl wie durch Volumzunahme des einzelnen Elementes erfahren. Im Dezember erst finden wir wieder eine Aenderung des histologischen Bildes im Hoden, indem sich jene Verhältnisse erkennen lassen, die beim Menschen und anderen Säugetieren den Eintritt der Geschlechtsreife einleiten, indem unter gleichzeitiger Rückbildung des Zwischenzellapparates sich die Hodenkanälchen mehr ausbilden und in den Zustand der Präspermatogenese übergehen.

Untersuchen wir die Nebenniere des Maulwurfes in den verschiedenen Jahreszeiten währenddem in der geschilderten Weise die so auffallenden Veränderungen im Bilde der Geschlechtsdrüse sich abspielen, so finden wir überraschend wenig histologische Unterschiede und die mit dem Zustande des Genitales sicher in Beziehung zu bringenden Größenunterschiede der Nebenniere sind erst bei einem genaueren Vergleich zu konstatieren. Es scheint überhaupt speziell die Maulwurfsnebenniere außer einer geringen Volumzunahme außerordentlich konstante Verhältnisse aufzuweisen und in ihrem Zellbestand nicht wie die anderer Tiere Schwankungen zu besitzen. Fast niemals findet man weder in der Rinde noch im Mark Zellvermehrungserscheinungen, auch ein auffälliger Degenerationsprozeß sowie Pigmentbildung scheint durchaus zu fehlen. Im März fand sich zweimal massenhafte Lumenbildung in den Zellzylindern mit körnigen Gerinnseln im Inneren, aber der Befund konnte bei 14 anderen Männchen im März nicht bestätigt werden.

Auch das weibliche Genitale von Talpa ist außerordentlich starken Größenschwankungen unterworfen und zeigt sowohl in der Brunst, noch mehr in der Gravidität, mächtige Volumsunterschiede. Bei einem nicht graviden virginalen Tier im Spätsommer und Herbst erscheint der winzige fadenförmige Uterus geradezu nur als ein Anhang der verhältnismäßig voluminösen Ovarien, während er in der Brunstperiode eine mächtige Vergrößerung erfährt, wogegen das Ovarium nur einen geringeren Anteil an den Wachstumserscheinungen nimmt. Die Vergrößerung des Uterus ist durch Wachstum der Schleimhaut und besonders von deren Drüsen bedingt, auch die Tube nimmt an dieser Entwicklung teil. Die Erscheinungen der Brunst dürften, soweit ich nach meinem Material fest-

stellen konnte (die Brunst der Weibchen fällt je nach der Witterung Ende Januar bis Mitte März), nur eine langsame Größenzunahme der Nebenniere zur Folge haben, die sich durch eine geringe Verbreiterung der



Zyklische Aenderung der Größenverhältnisse von Rinde und Mark während der Jahreszeiten beim ♀ u. ♂ Maulwurf.

Rinde ausprägt, ohne daß mitotische Teilungen auffallen würden. Während der Gravidität nimmt die Nebenniere bedeutend an Volum zu. Diese Vergrößerung bleibt bis zum Ende der Schwangerschaft bestehen und auch während der Laktation findet man sie noch, worauf sie wieder langsam zurückgeht. Das Volumen der Nebenniere nimmt

dann sukzessive in den Monaten von Juni bis Dezember langsam wieder ab. Es finden sich während der Gravidität und in der Laktation Vergrößerungen der Rinde insbesondere der Glomerulosa, in einzelnen Fällen finden sich sogar adenomartige kleine Wucherungen unter der Kapsel, die sonst selten sind. Gegen Ende der Gravidität treten Verfettungserscheinungen in der innersten Rindenschichte auf, ebenso während des Puerperiums und der Laktation, wo auch die Zellen des Marks Verfettungserscheinungen aufweisen und Kerndegeneration sich findet, Pigmentbildung fehlt dabei vollkommen. Die Rückbildungsprozesse sind speziell in der Rinde von Leukocyteninfiltration begleitet.

Den Umfang der Veränderungen schildern am besten die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten, größten Längsschnitte von Serien, welche, obwohl eine genaue Orientierung sich nicht einhalten ließ, und nur jeder 10. Schnitt von 10 μ aufgeklebt wurde, die Verhältnisse wohl einigermaßen richtig wiedergeben. Siehe nebenstehende Abbildungen.

Pteropus medius.

Die ziemlich große Nebenniere des fliegenden Hundes (sie erreicht etwa die Größe der Kaninchennebenniere) zeigt eine deutlich geschichtete Rinde (Abb. 4), in der die Schichte der Glomerulosa als direkte, fast durchwegs geradlinige Fortsetzung der Zellsäulen der Fascicularis erscheint. Die äußere Schichte ist sehr stark vakuolisiert und die flachgedrückten Zellen stehen häufig so dicht gedrängt, daß man Mühe hat, zwischen den Kernen die Zellgrenzen nachzuweisen. Die fast durchwegs einreihigen Säulen der Fascicularis enthalten weniger Lipoidvacuolen, dunkel färbbares Plasma neben dem verhältnismäßig kleinen, zirka 6 μ Durchmesser zeigenden Kern. Die Reticulariselemente sind wiederum etwas kleiner und enthalten viele große Fetttropfen. Pigment wird nicht beobachtet, auch fehlen irgendwelche degenerative Erscheinungen. Das Mark ist von der Rinde nicht durch eine Bindegewebsschichte getrennt und, da das Bindegewebe auch innerhalb des Markes nur recht spärlich entwickelt ist, zeigt sich keine deutliche Zusammenfassung der Markzellen zu Ballen oder Strängen. Die sehr verschiedenartig geformten Markzellen zeigen neben einem verhältnismäßig kleinen 6 μ großen rundlichen Kern eine deutliche Sphäre mit Diplosom und um diese Sphäre herum noch eine Anhäufung von dunklerem Protoplasma,

ähnlich wie beim Igel. Der Netzapparat ist bei Beizhämatoxylinfärbung höchstens angedeutet (Abb. 65).

Vesperugo pipistrellus.

Die Nebenniere der Fledermäuse ist besonders eingehend schon von da Costa und von Colson untersucht worden. Ihre besondere Kleinheit ermöglicht auch ohne Durchspülung eine verhältnismäßig gute Fixation. In dem mir vorliegenden Exemplar konnte ich im allgemeinen nur die schon durch diese Autoren bekannten Tatsachen bestätigen, dagegen konnte ich eine Aehnlichkeit zwischen Mark- und Rindenzellen durchaus nicht konstatieren und auch 2 verschiedene Zellarten im Mark absolut nicht unterscheiden, wie Colson es will.

Ebenso kann ich bei

Vesperugo notula

trotzdem ich eine größere Anzahl der Tiere untersuchte, nichts wesentlich Neues gegenüber den Angaben Colsons bringen. Unterschiede bei beiden Geschlechtern sind jedenfalls außerhalb der Fortpflanzungszeit nicht auffallend.

Spermophilus citillus.

Die Nebenniere des Ziesels, von dem mir ein teilweise durchspültes Männchen mit abklingender Spermatogenese, ein sehr gut konserviertes Exemplar vorlag, zeigt eine sehr deutlich geschichtete Rinde (Abb. 5). Die Glomerulosa besitzt nur durch Kapillaren getrennte, besonders regelmäßige, aus flachen Elementen bestehende Zellsäulen, die meistens senkrecht zur Oberfläche verlaufen und dort nur manchmal umbiegen. Unter Verbreiterung der Zellelemente gehen diese Säulen in die Fasciculosa über, wobei sich in der Zelle ein intensiv acidophiles Protoplasma rings um den Kern von einer vakuolisierten Partie an der Peripherie der Zelle abgrenzt. Die Zellen der Reticularis stehen mit ihrem größten Durchmesser quer zur Rindenoberfläche. Die von Lipoiden herrührende Vakuolisierung wird nicht mehr gefunden, sehr häufig befinden sich in dieser Zellschichte 2 Kerne in einem Element. Gegen die Mark-Rindengrenze zu werden die Zellen kleiner und es treten den Corps sidérophiles ähnliche Gebilde auf. Letztere parallelfaserig angeordnete Substanz tritt zuweilen in den Zellen in einer den Kern und eine zentrale Partie dunklen Plasmas umschließenden Kugelschale auf, so daß auf dem Querschnitt der

Kern mit etwas Plasma von einem Ring dieser Substanz umgeben erscheint (Abb. 34). Vereinzelte Elemente in dieser Schichte zeigen Degenerationserscheinungen, unter Auftreten von Pigmentkörnchen und Schollen. Die Marksubstanz besteht aus ziemlich großen länglichen Elementen, die Zylinderepithelien sehr ähnlich sehen. In diesen findet sich die wenig deutliche Sphäre mit dem Diplosom auf der der Rindenmarkgrenze zugewendeten Zellseite und zuweilen in der Protoplasmapartie dieser Seite eine zur Oberfläche parallele Protoplasmastreifung (Abb. 37).

Cricetus frumentarius.

Die Nebenniere des Hamsters ist verhältnismäßig klein, etwas kleiner als die einer gleich großen Ratte. Die Rinde erscheint auf dem Querschnitt fast vollkommen ungegliedert und eine Abgrenzung der 3 Schichten ist nur insofern möglich, als man von einer mittleren Schichte, die etwas größere Zellen enthält, sprechen kann (Abb. 6). Alle Rindenzellen sind auffallend klein, im größten Durchmesser höchstens 10—12 μ lang. Die meist rundlichen Kerne haben 8 μ im Durchmesser. Pigment fehlt, einzelne Mitosen lassen sich auffinden. Ganz auffallend ist die Konfiguration der relativ voluminösen Marksubstanz, indem die zwischen den Aesten des weiten Venenbaumes gelegenen Markballen aus zweierlei überaus deutlich verschiedenen Arten von Zellen bestehen, indem Gruppen von Zellen mit homogenem, ziemlich stark acidophilem Plasma mit Gruppen von Zellen mit hellerem, leicht vakuolisiertem Protoplasma schachbrettartig alternieren. Dieses Bild war bei vorzüglichster Konservierung sehr deutlich. Es finden sich in den Gruppen der dunklen Zellen einzelne hellere, in den Gruppen der hellen Zellen ganz vereinzelte dunklere, so daß man an eine sonst nur bei wenigen Tieren beobachtete, vielleicht funktionelle Differenz denken kann. Unter den Kernen finden sich Formen, die an amitotische Kernzerschnürung denken lassen. Markhaltige Nervenstämmchen oder Ganglienzellen habe ich in 32 Querschnitten nicht finden können. Es sind somit wohl alle Nerven marklos. Die Arterienstämme verlaufen sehr oberflächlich in der Rinde.

Arctomys marmotta.

Die Nebenniere des Murmeltiers (Juni männl.) ist absolut und relativ kleiner als die des gleich großen Kaninchens. Die Schichten

der Rinde sind wenig deutlich. Die Glomerulosa enthält kleine, ziemlich dicht und flach gedrängte, höchst unregelmäßig geformte Zellen, es schließt sich daran eine durch ebenso in der Größe als Form der Zellen stark wechselnde Fascicularis, die unmerklich in die Reticularis übergeht. Die ganze Rinde des mir vorliegenden vorzüglich konservierten Exemplares war vollkommen frei von irgendwelchen Lipoidvacuolen, dafür aber war das Plasma reichlichst granuliert und enthielt, von der Fascicularis gegen die Rindenmarkgrenze immer zunehmend, massenhaft dunkelbraunes Pigment in einer Menge, wie ich sie auch bei den zahlreichen untersuchten Cavianebennieren niemals annähernd gefunden habe. Ganz auffallend ist die wechselnde Größe der Zellen der inneren Schichten, indem einzelne Exemplare besonders groß erscheinen und auch ihre Kerne entsprechend vergrößert sich präsentieren, also ein Beispiel für das Erhaltenbleiben der Kern-Plasmarelation bei diesem Zellelement. Die Rinde zeigt weiters eine merkwürdige Besonderheit, indem an manchen Stellen auf dem Querschnitt pyramidenförmige Gruppen von vielen Zellen sich finden, die außerordentlich vergrößert sind, und neben dem sehr großen Kern das Diplosom mit einer Area, umgeben von einer sehr voluminösen Sphäre, erkennen lassen, die ihrerseits wieder von einem dichten Ring grober Pigmentgranula umschlossen ist. Einzelne solcher Zellen scheinen direkt aufgebläht zu sein und enthalten dann neben der Sphäre noch typische große weitmaschigeCorps siderophiles (Abb. 29, 30). In solchen Zellen finden sich gelegentlich auch merkwürdige Veränderungen im Kern, indem dieser einen Durchmesser von bis zu 15 μ annimmt und eine kugelige Masse von Oxychromatin von 9 μ Durchmesser fast den ganzen Kern ausfüllt, daneben sich noch kleine Basichromatinkörner finden. Gegen die Rinden-Markgrenze zu, die mit geringen Unterbrechungen überall durch ziemlich dichte Bindegewebszüge gekennzeichnet ist, werden die Zellen immer kleiner und flacher, dabei schreitet in vielen Exemplaren unter Pyknose oder auch vollständigem Verschwinden des Kernes die Umwandlung des Protoplasmas in einen Haufen von schwarzbraunen Granulis fort, unter denen sich auch größere Schollen vorfinden. Es liegt somit in ausgeprägtestem Maße hier derselbe Vorgang vor, den ich seinerzeit schon ausführlich bei Cavia beschrieben habe, und der auch dort von Mulon geschildert worden ist. Die Markzellen sind ziemlich voluminöse Elemente und sind in Komplexen angeordnet, die stellenweise

Lumina umschließen. Einzelne Komplexe von Markzellen, die sich durch geringere Größe der Zellkerne und acidophiles Protoplasma von den übrigen unterscheiden, finden sich in den äußeren Partien des Markes manchmal in die diesem angrenzende Rinde hinein verlagert. Man sieht dann in die Mitte dieser Komplexe, wie auch in die Lumina der anderen Markzellenhaufen offenbar eingewanderte, mit Pigment und manchmal mehreren kleinen Kernen angefüllte Rindenzellen. Die Markzellen lassen Diplosom, Sphäre und einzelne dunklere Körnchen im Protoplasma erkennen. Auch unter ihnen finden sich einzelne offenbar degenerierende Formen mit kolossalen Kernen (bis zu 18 μ Durchmesser). Das Mark enthält ziemlich reichliche Venenlumina und auch einige Arterien. Die ganze Konfiguration dieser Nebenniere gibt einen Hinweis auf von der Rindenoberfläche gegen das Mark zu fortschreitende Umwandlungs- und wahrscheinlich auch Verlagerungsprozesse. Irgendwelche auffallende Proliferationserscheinungen mitotischer Art waren nicht zu finden. Dagegen finden sich in der Glomerulosa Kernzerschnürungsfiguren. Nerven und Ganglienzellen scheinen nur sehr spärlich vorhanden zu sein.

Cavia cobaya.

Die Nebenniere des Meerschweinchens habe ich in einer früheren Arbeit ausführlich geschildert und ihre so besonders ausgesprochenen Veränderungen während der zyklischen Vorgänge im Geschlechtsapparat abgebildet. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß das Meerschweinchen ebenso wie das von da Costa eingehend untersuchte Paca (Coelogenys) durch die besondere Ausbildung der Corps siderophils in seiner Nebenniere charakterisiert ist und auch degenerative Vorgänge der Rindenschichten an diesem Tier besonders deutlich sind. Trotz der zahlreichen Individuen dieser Art, die ich untersuchte, habe ich immer nur eine Art von Markzellen konstatieren können (Abb. 41), die, wie in einem späteren Abschnitt noch besprochen werden wird, interessante histologische Eigenheiten aufweisen. Die zahlreichen Beobachtungen an diesem Tier haben mir die Ueberzeugung gegeben, daß die für eine Tierart als arteigen hervortretenden Merkmale des Aufbaues der Schichten sowohl, wie der einzelnen Zelle eine hochgradige Konstanz zeigen, so daß z. B. die Form der Kerne der Markzellen keinen Variationen unterliegt. Am Meerschweinchen sind ja die meisten zytologischen

Untersuchungen aller Autoren bisher durchgeführt worden und zahlreiche Angaben liegen über die Zellen vor. Die Kanälchensysteme, die in den Zellen beider Anteile des Organes beschrieben wurden, konnte ich trotz der Untersuchung mit den verschiedenartigsten Methoden nicht nachweisen.

Hystrix cristata.

Die Nebenniere des Stachelschweines lag mir nur in einem durch Alkohol konservierten Leichenexemplar vor. An dem ziemlich voluminösen, in der Größe der Meerschweinchen ungefähr entsprechenden Organ ließen sich nur die 3 Schichten der Rinde, ein nicht sehr voluminöses Mark und eine gut entwickelte bindegewebige Markkapsel unterscheiden.

Hydrochoerus capybara.

Auch bei diesem nur in Alkohol konservierten Leichenmaterial ließ sich außer der ganz besonderen Größe der Nebenniere, die wohl absolut und relativ noch die von Cavia übertrifft, nur die Größe von Mark und Rinde konstatieren. Die nächst verwandte Nebenniere von Paca ist nach der Schilderung von da Costa der von Cavia ähnlich.

Lepus cuniculus.

Der oftmals gegebenen ausführlichen Beschreibung der Nebenniere dieses Laboratoriumstiers habe ich wenig Neues hinzuzufügen, möchte nur hier betonen, daß in der Rinde außer den Lipoidtröpfchen Einschlüsse vermißt werden, Degenerationserscheinungen im Gegensatz zu Cavia sich nicht finden. Die Rindenzylinder bestehen aus mehreren Zellreihen, mitotische Erscheinungen sind verhältnismäßig selten, ihre Vermehrung während der Gravidität und nachher ist von Kolde und Verdozzi nachgewiesen worden. Sehr auffallend ist das Auftreten von 2 verschiedenen Zellarten im Mark Verlagerungen von Rindenelementen ins Mark sind daneben nicht selten. Ganglienzellen und Nerven finden sich ohne spezifische Färbung spärlich, manchmal finden sich in den Markzellen auch bei guter Fixation große Vacuolen. Proliferationserscheinungen im Mark, das konstant runde Kerne enthält, sind mir nicht aufgefallen. Das Bindegewebe des Markes ist sehr zart und auch jede Andeutung einer Kapsel fehlt.

Mus musculus.

In der Nebenniere der Maus läßt sich eine Glomerulosa unterscheiden, welche zusammen mit den äußeren Abschnitten der Fascicularis, deren Zellen sich durch die Größe und die relative Chromatinarmut von der ersteren abheben, durch ziemlich viel Lipoidvacuolen auszeichnen. Als Reticularis kann man eigentlich höchstens 2—3 Zellreihen an der Markgrenze auffassen, welche durch kleinere Dimensionen und Querstellung ihrer Längsachse auf die Oberfläche charakterisiert sind. Ziemlich deutlich sind in dieser letzteren Schichte bei guter Fixation speziell bei ausgewachsenen älteren Tieren Degenerationserscheinungen zu finden, welche dadurch auffallen, daß die Zellkerne pyknotisch werden, dunkel färbbare Einschlußkörper im Protoplasma auftreten und schließlich in den Maschen des Bindegewebes Reste zerfallener Protoplasmakörper, die noch Kernreste enthalten, sich finden. Sehr eigentümlich ist, wie man hauptsächlich wieder am durchspülten Präparate deutlich sieht, die Rindenmarkgrenze, bei der trotz der sonst zarten Ausbildung des Bindegewebes beim erwachsenen Tier von einer Markkapsel gesprochen werden kann, indem kontinuierlich das Mark von einer Lage von Bindegewebszellen und Fasern umgeben ist. In dieser nach außen zu lockeren Schichte finden sich eigenartige Gebilde, die an Riesenzellen erinnern und scheinbar dadurch zustandekommen, daß degenerierende Zellen der Reticularis entweder unter gleichzeitiger grober Vakuolisierung ihres Plasmas eine Anzahl von Kernen ausbilden, oder, daß mehrere kleinere Elemente zu einem Riesenelement miteinander verschmelzen (Abb. 17). Die Markzellen sind unregelmäßig polygonal, haben zumeist ovale Kerne. Die winzige Sphäre, die dem Kern unmittelbar anliegt, ist kaum nachzuweisen. Das Protoplasma derjenigen Elemente, welche den größeren Gefäßen zunächst liegen, färbt sich intensiver. Mitotische Erscheinungen werden in der Rinde in allen Altern vereinzelt, häufiger bei heranwachsenden Tieren beobachtet. Sehr kleine, in Teilung begriffene Elemente, möglicherweise dem Bindegewebe (Sézarys Mikrocyten?) angehörig, finden sich in Teilung in der Reticularis. Die Kerne der Markzellen zeigen ähnlich wie bei Talpa und Canis häufig das Auftreten von einem oder mehreren sehr großen acidophilen Nukleolen.

Mus rattus var. albin.

Die Nebenniere der Ratte wurde in zahlreichen Exemplaren und in verschiedenen Zuständen des Genitalapparates untersucht. Die Glomerulosa ist nur schwach entwickelt, aber ziemlich stark färbbar. In der Fascicularis zeigen die Zellen ein größeres Volumen und größere Kerne, das Protoplasma enthält viel Lipoidvacuolen. Die Zellen der Reticularis sind wieder kleiner und fettärmer. Die Elemente der Marksubstanz, die ohne bindegewebige Zwischenschichte der Rinde dicht anliegen, sind rundlich oder kuboid geformt, zeigen eine kleine Sphäre, die wenig hervortritt, einzelne große Fetttropfen und sind zu kleinen Ballen durch spärliches Bindegewebe zusammengehalten. Diese Markzellenballen enthalten fast überall Hohlräume, in denen verschiedene Zellelemente, häufig auch rote Blutkörperchen, die bei der Durchspülung des Tieres aus diesen Räumen nicht entfernt werden, enthalten sind. Markhaltige Nerven finden sich neben marklosen, auch einzelne Ganglienzellen. Diese Hohlräume sind offenbar infolge verschiedener physiologischer Zustände in wechselnder Stärke ausgebildet. Mitosen werden im Marke beobachtet, in der Rinde sind sie nicht häufig. Pigmentbildung, Zelldegeneration wie bei Cavia und Mus und jene Proliferationsvorgänge, welche die Gravidität hervorruft, lassen sich in ähnlicher Weise wie beim Meerschweinchen hier durchaus nicht nachweisen, wie ich schon in einer früheren Publikation betonte.

Myopotamus coypu.

Die Nebenniere der Biberratte gehört zu den relativ größten Formen des Organs und dürfte vielleicht in dieser Hinsicht noch die der Meerschweinchenarten und des Capybara übertreffen. Das wurstförmige Organ enthält verhältnismäßig wenig Marksubstanz in einer sehr ausgedehnten Rinde (auf Serienschnitten kontrolliert). Die Glomerulosa ist innerhalb einer zarten Kapsel nur schwach, ähnlich wie etwa beim Kaninchen, entwickelt, den Hauptteil der Rinde nimmt die mächtige Fasciculosa ein, welche sich aus dünnen einzelligen Zellreihen zusammensetzt, während in der Reticularis, allerdings nur stellenweise, mehrzellige Balken vorkommen. Die Elemente der letzteren Schicht unterscheiden sich nur durch die größere Entwicklung in der zur Oberfläche parallelen Richtung von denen der Fasciculosa. Die gesamte Rinde des vorliegenden

Exemplares erschien fettarm und alle Zellelemente waren relativ klein zu nennen. Nur die Glomerulosa scheint etwas mehr Fett enthalten zu haben. Da überall das Bindegewebe sehr spärlich ausgebildet ist, fehlt auch jede Spur einer Markkapsel. Das Mark zeigt eine Zusammensetzung aus sehr spärlichen länglichen Balken kleiner zylinderförmiger Zellen, die sehr große venöse Räume umscheiden. Das Bindegewebe ist ziemlich zart. Die Nebenniere des verwandten Fiber cibethicus ist ebenfalls recht groß, besonders durch die gewaltige Rindenentwicklung beim ♀.

Viverra malaccensis.

Die im Querdurchmesser seitlich komprimierte Nebenniere zeigte eine verhältnismäßig schmale Rinde, in der die Glomerulosa durch kurze Säulchen flachzylindrischer Elemente repräsentiert ist, die schmale Fasciculosa von stark vakuolisierten größeren Elementen gebildet wird, in denen häufig Kern- und Zellteilungserscheinungen vorkommen (Abb. 27), während die kleineren und besonders stark färbbaren Elemente der Reticularis, deren Kerne auch die Farbe besonders festhalten, unregelmäßig polygonal gestaltet sind. Eigentümlicherweise liegt der Rindenmarkgrenze durchwegs überall eine Lage größerer stark vakuolisierter Zellen der Reticularis an. Die epitheloiden, in kleinen Gruppen zusammenstehenden Zellen des Markes besitzen mittelgroße Kerne von rundlicher Form, ein schwach färbbares Protoplasma und eine kaum angedeutete Sphäre. Pigment wurde nicht beobachtet. Die eintretende Vene stülpt einen Teil der Rindensubstanz in das Mark ein.

Nasua rufa.

Der amerikanische Nasenbär zeigt neben einer mittelstark entwickelten Rinde auf dem Querschnitt der Nebenniere eine kräftig entwickelte Marksubstanz (Abb. 8). Die Stränge der Glomerulosa sind zu rundlichen Knäueln geformt, die durch kräftige Bindegewebszüge eingescheidet werden. Einzelne Mitosen kommen in der Glomerulosa vor. Die Zellen der Glomerulosa enthalten einzelne sehr große Lipoidtropfen. Ueberall sind in dieser Schicht bald kleinere, bald größere Lumina in den Zellkomplexen ausgespart, die von großen in Degeneration begriffenen offenbar aus dem Verband der Rindenzellen herstammenden Zellen ausgefüllt sind (Abb. 50). In der kräftig entwickelten, aus meist nur einreihigen Zellsträngen

sehr regelmäßig aufgebauten Fasciculosa vermissen wir derartige Vorkommnisse durchaus. In dem stark vakuolisierten Protoplasma ihrer Zellen tritt die dem Kern anliegende Sphäre deutlich hervor. In der Reticularis zeigen sich kleinere fachgedrückte polyedrische Elemente mit meist faltigen Kernen, Pigment fehlt. Die deutlich epitheloiden Markzellen liegen in größeren durch kräftige Bindegewebszüge getrennten Komplexen beisammen. Ihre nicht sehr großen Kerne sind durchwegs oval mit der größeren Achse auf den Längsdurchmesser der Zelle eingestellt (Abb. 43). Eine dem Kern anliegende Sphäre oder das Diplosom konnte ich nicht nachweisen, dagegen findet sich häufig in den Zellen ein rundlicher oder grobkeulenförmiger, durch eine glatte Membran scharf abgeschlossener Körper, der mit dem Bindegewebe zusammenzuhängen scheint und bei einer flüchtigen Beobachtung für eine Sphäre gehalten werden könnte. Irgendwelche Proliferationserscheinungen in Rinde und Mark wurden nicht beobachtet, auch nervöse Elemente traten nur in Form von markhaltigen Nerven im Mark hervor.

Procyon lotor.

Die Nebenniere des Waschbären zeigt eine sehr auffällige Unterscheidbarkeit der 3 Rindengruppen. Unter der ziemlich derben Kapsel findet sich eine gut ausgebildete, an die Verhältnisse beim Pferd erinnernde Glomerulosa, deren Zellen flachzylindrisch mit dem Längsdurchmesser zur Oberfläche parallel in Säulen angeordnet sind, die ohne Richtungänderung in die Stränge der Fascicularis übergehen. Die Zellen der Glomerulosa enthalten nur wenige voluminöse Lipoidvacuolen. Die Zellen der Fascicularis sind auffallend voluminös und besitzen eine zentrale, neben dem Kern gelegene, mit sauren Farbstoffen färbbare Protoplasmapartie, während die Peripherie von kleinen Lipoidvacuolen erfüllt ist. Trotz spezieller Bemühungen gelang es nicht in der zentralen Partie neben dem Kern, die offenbar einer vergrößerten Sphäre entspricht, die Diplosomen nachzuweisen. Dagegen ergibt die Färbung an der Stelle, wo der Netzapparat der Zelle zu suchen ist, ein in der Anordnung des Netzapparats sich präsentierendes System hellerer Kanälchen im Protoplasma, die sich von letzterem etwa so abheben, wie die Sekretkanälchen in einer Belegzelle des Magens (Abb. 28). Es handelt sich offenbar hier um die Darstellung eines Negativbildes der Netzapparatsubstanz, ganz entsprechend manchen Befunden von

Holmgren in Nebennierenmarkzellen und anderen Parenchymzellen. Ich bemerke ausdrücklich, daß es mir trotz derselben vorzüglichen Fixation und Färbung der Objekte niemals in den zahlreichen anderen Nebennieren gelungen ist, weder in Mark noch in Rindenzellen derartige Bilder zu erhalten. In der Reticulosa finden wir die an Lipoidvacuolen ärmeren und stark verkleinerten Zellen mit Zeichen einer Degeneration unter Pyknose der Kerne ohne Pigmentbildung. Einzelne Elemente enthalten in dieser Schicht große sphärische scharf abgegrenzte Einschlüsse, die an ähnliche Bilder beim Murmeltier erinnern. Die Marksubstanz, welche von der Rindensubstanz kaum abgegrenzt ist, zeigt verhältnismäßig kleine unregelmäßig konturierte mit ovalen Kernen versehene Elemente, die keinerlei Besonderheit aufwiesen, markhaltige Nerven und Ganglienzellen ließen sich finden.

Melursus ursinus.

Die ziemlich große (siehe Querschnittsübersicht), vollkommen glatte, eiförmige Nebenniere des Lippenbären zeigt eine gut entwikkelte Glomerulosa unter einer derben Kapsel, von der sehr reichliche aber nicht sehr kräftige Trabekel in die Rinde einstrahlen. Die ziemlich großen Elemente der Fasciculosa besitzen einen recht reichlichen Fettgehalt, der nach innen zu immer mehr zunimmt und die Elemente, welche die Reticularis zusammensetzen, zeigen den extremsten Fettgehalt, den wir überhaupt beobachten können, so daß fast die ganze Zelle aus großen Lipoidtropfen sich zusammensetzt, während der Kern fast ganz zurücktritt. In der Reticularis scheinen, soweit der Erhaltungszustand des Präparates ein Urteil gestattete, Degenerationsvorgänge vorzukommen. In den Zellen der Glomerulosa waren vereinzelte Mitosenfiguren trotz der nicht einwandfreien Konservierung zu bemerken. In manchen Zellen der Fasciculata fanden sich mit Eisen-Hämatoxilin färbbare dünne stäbchenförmige Gebilde neben dem Kern (Abb. 56). Mark und Rinde sind scharf abgegrenzt, ohne daß es zur Ausbildung einer besonderen Kapsel käme. Die zylinderepithelzellartigen, leider schlecht erhaltenen Markzellen liegen in gröberen Verbänden. Die Sphäre war nur an wenigen Elementen der Rinde zu erkennen.

Mustela foina.

Die Nebenniere des Steinmarders zeigt eine sehr deutliche Schichtung der Rinde. Die Glomerulosa ist mächtig entwickelt

und umfaßt beinahe ein Drittel der Rindenbreite. Sie besteht aus säulenförmig angeordneten flachgepreßten Elementen mit rundlichen Kernen, deren Protoplasma ein wenig vakuolisiert ist. Die sich anschließende Schicht der Fascicularis zeigt eine starke Größenzunahme der Zellen und eine stärkere Anfüllung mit Lipoidvacuolen. Das Vorhandensein einer Sphäre ist angedeutet. Stellenweise findet sich in den Zellbalken ein Hohlraum ausgebildet, der allerlei zellige Elemente enthält, die mononukleären Leukocyten entfernt ähnlich sehen (Abb. 20). In der Reticularis finden wir die Zellen in unregelmäßigen Strängen mit dem Längsdurchmesser quer auf die Rindenmarkgrenze gerichtet. Ihr Protoplasma färbt sich dunkler als in den anderen Schichten, der Kern ist etwas kleiner. Pigmentbildung fehlt, die Rindenmarkgrenze ist scharf ausgesprochen. Das Mark wird von der Rinde nicht allseitig umschlossen, sondern liegt in einem großen Teile direkt unter der Nebennierenkapsel an der medialen Seite. Die Zellen des Markes zeigen ziemlich große Kerne, ein feinnetziges Protoplasma und eine kleine von einem Netzapparat umgebene Sphäre (Abb. 39). Die Markzellen an der Rindenmarkgrenze zeigen eine auf diese senkrecht gerichtete fibrilläre Protoplasmastruktur, häufig auffallend große Nucleolen (Abb. 63).

Putorius vulgaris.

Die Nebenniere eines jungen männlichen Wiesels erwies sich als ziemlich klein. Auf dem Querschnitt tritt die Rinde in Form zweier Halbmonden auf, die die Marksubstanz in sich schließen. Die Glomerulosa ist schwach entwickelt und besteht aus ziemlich polymorphen Zellen, die Fascicularis besteht aus meist nur ein- bis zweireihigen Zellsäulen, ebenso die kaum abgrenzbare Reticularis. In allen Schichten finden sich mittelgroße Lipoidvacuolen. Die Marksubstanz ist gegen die Rinde fast gar nicht abgegrenzt, nur stellenweise findet sich eine zarte Bindegewebsschicht. Die Markzellenpakete umschließen stellenweise Lumina. Die Zellen sind verhältnismäßig sehr klein und lassen keinerlei Details erkennen. Pigment fehlt.

Herpestes mungo.

Die Nebenniere des Mungo, der in den Tropen als Insekten- und Schlangenvertilger ähnlich wie der Igel in den Wohnungen gehalten wird, und gegen allerlei Gifte wenig empfindlich sein soll, zeigt eine

sehr breite Rinde gegenüber einer sehr schwach entwickelten Marksubstanz. Dabei hat das Organ etwa die Größe der Nebenniere des erwachsenen Meerschweinchens. Die deutliche Glomerulosa besitzt kleine polyedrische Elemente. Die sich anschließende aus etwas größeren Zellen aufgebaute Fasciculata färbt sich mit Protoplasmafarben etwas stärker, wie die erstere Schichte, trotzdem anscheinend in beiden die gleiche Menge von Lipoidvacuolen ausgebildet ist. In der Fascicularis und Reticularis treten in den Zellen die das Diplosom umschließenden Sphären deutlich hervor, während sie in der Glomerulosa kaum nachzuweisen sind. Vereinzelt schon in der Glomerulosa, sehr häufig in der Fascicularis finden sich innerhalb der kompakten Zellstränge teils regelmäßig, teils unregelmäßig geformte Lumina vor, die durch keinerlei endotheliale Auskleidung abgegrenzt werden. In der Regel finden sich innerhalb dieser Hohlräume eigentümliche, grob vakuolisierte, freiliegende Zellelemente, degenerierten, mononukleären Leukocyten nicht unähnlich (Abb. 19). Dann und wann enthalten diese Zellen Pigmentkörnchen, in einzelnen der Hohlräume finden sich auch rote Blutkörperchen, so daß man annehmen darf, daß eine seitenständige Verbindung mit den Rindenkapillaren stellenweise zustande kommt. Die von der Rinde nur wenig abgegrenzte Marksubstanz, die wie gesagt nur eine sehr geringe Ausdehnung besitzt, besteht aus kleinen nur von sehr wenig Bindegewebe umhüllten protoplasmaarmen Zellelementen mit relativ kleinen Kernen. Manche Zellen enthalten kleine färbbare Schollen im Protoplasma, die Sphäre ist nicht kenntlich. Im ganten läßt sich der Anblick der Marksubstanz dieses Tieres (an Serien untersucht) gar nicht mit den Befunden an anderen Tieren vergleichen.

Felis Catus.

Die Nebenniere der Katze ist schon oft beschrieben worden, es sei hier nur erwähnt, daß in dem mir vorliegenden Material die Glomerulosa ziemlich lipoidreich war, dagegen die Fasciculosa ganz, die Reticularis fast ganz fettlos. Die innersten Schichten der Fasciculosa und die Reticularis enthalten kleine Schollen, deren Struktur stellenweise an Corps siderophils erinnert. Pigment ist nicht vorhanden. Die Rindenmarkgrenze ist scharf, mit einer zarten Kapselbildung, die Markzellen zeigen vorwiegend zylindrische Formen und liegen in länglichen, von derbem Bindegewebe eingeschlossenen Paketen.

Der Sphärenapparat ist neben dem vorwiegend runden Kern in den meisten Fällen deutlich zu sehen. Die Kerngröße variiert sehr stark, amitotische Zerschnürungen scheinen vorzukommen, von mitotischen Teilungen konnte ich in Mark und Rinde nichts beobachten. Kräftige Züge markhaltiger Fasern durchsetzen die Rinde, im Mark scheinen sie durchwegs marklos zu verlaufen. Teilweise umgeben die Markzellen in typischer Art die Lumina der Venen. Es kommen unter den Markzellen gruppenweise zwei verschiedene durch die Färbbarkeit des Protoplasmas sich unterscheidende Zellarten vor.

Beim neugeborenen Tier ist das Mark schon gut entwickelt, von einer Markkapsel nichts zu sehen, der Größenzuwachs zur definitiven Größe des erwachsenen Tieres scheint ausschließlich auf Kosten der Rinde zu erfolgen.

Felis pardus.

Die Nebenniere des Panthers ist nicht besonders groß, wenn man sie mit der der Katze vergleicht. Unter einer derben Kapsel findet sich eine durch zahlreiche kräftige Trabekel in Abschnitte gegliederte Rinde. Die Glomerulosa ist schwach abgegrenzt, von der Fasciculata, deren Zellen im vorliegenden Fall (das Präparat war unzureichend konserviert) wenig Fett enthielten, schwer abzugrenzen. Auch die Reticularis war nur schwach entwickelt. Das ungenügend konservierte Mark zeigte denen der Katze ähnliche Verhältnisse, ganz auffallend war aber die überaus derbe kompakte Bindegewebskapsel, welche, schon makroskopisch stärker als bei jedem anderen Tier hervortretend, allseits die Rinde umgab (Abb. 18). Sie wird stellenweise durch gewundene, dünne, in Bindegwebsmaschen eingeschlossene Stränge von Rindenzellen durchsetzt, außerdem durchbohren sie massenhaft präkapillare Venen. Im Marke finden sich zahlreiche weite Venen mit verhältnismäßig zarter Wandung, gröbere Nervenstämme sowie Ganglien traten nicht hervor.

Canis vulgaris.

Das Bild, das die Nebenniere des Hundes, die ja schon oft ausführlich beschrieben wurde, auf dem Querschnitt bietet, wechselt einigermaßen nach Geschlecht und Rasse, insbesondere zeigt die Glomerulosa eine recht verschieden starke Entwicklung. Bei einzelnen Tieren erscheint die Glomerulosa durchwegs nur in Form von kurzen Säulen flach zusammengepreßter Zellen, bei anderen Tieren erscheinen

bei der gleichen Schnittrichtung stark gewundene Figuren, die das Bild der Zona arcuata Günthers ergeben. Bezüglich der Rindenzellen kann ich dem Bekannten nichts Neues hinzufügen, möchte nur betonen, daß ich kein Pigment bemerkte. Bei älteren Hunden fand ich eine Markkapsel entwickelt, die bei Neugeborenen und einige Tage alten fehlt. Im Mark kann man abgesehen von den häufig darin verlagerten Rindenzelleninseln zweierlei Arten von Zellen unterscheiden, die sich durch die Färbbarkeit des Protoplasmas verschieden verhalten. Manchmal sind allerdings diese Unterschiede nur graduell. Die Markzellen besitzen vorwiegend ovale Kerne. Die Sphäre ist kaum angedeutet. Amitotische Kerndurchschnürungen sind in Markzellen nicht selten.

Ich hatte Gelegenheit, die Nebennieren verschiedener Hunderassen zu untersuchen, es zeigt sich dabei, daß natürlich die Nebenniere, parallel mit der Größe und dem Gewichte des Hundes variiert und bei alten Tieren etwas größer ist als bei jungen. Ein 47 kg schwerer junger Bernhardiner besaß eine Nebenniere, deren Länge 32, deren größte Breite 12 mm betrug, ein kleiner alter Hund unreiner Rasse mit 4 kg Gewicht zeigte in den entsprechenden Maßen 17 und 7 mm, ein junger Pudel von 5 kg, 13 und 7 mm, ein 6 Jahre alter 18 kg schwerer Bulldog 26 und 9 mm. Das Gewicht der Nebenniere des 47 kg schweren betrug 1,15 g, das des 4 kg schweren 0,45 g. Man sieht also schon aus diesen zwei Zahlen, daß die relative Größenzunahme mit dem Gewicht des Tieres nicht parallel geht.

Untersuchen wir die Nebenniere von Hunden, welche verschiedenen Rassen angehören, histologisch, so finden wir kleine Unterschiede, die sich in der Breite und der Schichtung der Rinde sowie in der Ausbildung der Marksubstanz ausdrücken. Aber erst eine spezielle auf viele Exemplare gleichen Alters und Geschlechtes ausgedehnte Untersuchung könnte mit Sicherheit feststellen, ob es tatsächlich Rassenunterschiede sind, die sich ja besonders in der Ausbildung der Haut und der Haare dokumentieren, welche diese Unterschiede bedingen.

Canis vulpes.

Die Nebenniere des Fuchses, von dem ich nur ein jugendliches, etwa 3 Wochen altes, sehendes Exemplar zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist der des Hundes ziemlich ähnlich. Ebenso wie diese, zeigt sie stark gewundene durch Bindegewebe abgekapselte Glo-

merulosastränge. In der Fascicularis nach innen zu an Volum zunehmende Lipoidvacuolen, eine Reticularis ist kaum erkennbar. Die Markzellen, die durch keinerlei Bindegewebe von der Rinde getrennt sind, und mit Fortsätzen in diese hineinreichen, umgeben zahlreiche Hohlräume. Viele dieser Hohlräume enthalten, trotzdem im übrigen eine sehr vollständige Durchspülung vorliegt, Blutkörperchen dicht gedrängt. Wo in den Gefäßen Blutkörperchen zu erkennen sind, sind sie kernlos, dagegen in den erwähnten Hohlräumen fast ausschließlich kernhaltig, so daß man daran denken muß, ob hier bei diesem jugendlichen Tier noch eine lokale Blutbildung in Sinusoiden stattfindet. Solche kernhaltige Blutkörperchen fanden sich zum Teil auch in Lymphspalten zwischen dem Endothel der Venen und den Markzellen.

Elephas indicus.

Ich hatte Gelegenheit, die Nebennieren dreier ziemlich frisch verstorbener weiblicher Elefanten zu untersuchen, von denen zwei von zwei geschlechtsreifen großen Exemplaren stammten, während ich die dritte bei einem plötzlich verstorbenen 9 Monate alten weiblichen Tier konservieren konnte, als dessen einzige Todesursache Kokkenembolien in kleinen Gefäßen sich nachweisen ließen. Das Organ des erwachsenen Tieres war fast 2½ mal so groß wie das des jungen Weibchens und dürfte unter den Landsäugetieren absolut die größte Nebennierenform darstellen, während relativ das Organ nicht als groß zu bezeichnen ist. Die Nebenniere erscheint glatt und zeigt nur an einer Stelle eine kräftige Einbuchtung. Auf dem Querschnitt bemerken wir, wenn wir das jugendliche und das alte Tier vergleichen, eine relativ stärkere Größenzunahme des Markes im Alter gegenüber der Rinde. Ein Teil der Vergrößerung ist wahrscheinlich auf die Vermehrung des Bindegewebes im Alter zu setzen. Auf dem Querschnitt grenzt sich schon makroskopisch Rinde und Mark sehr deutlich ab. Unter der sehr derben, etwa 200 μ dicken Kapsel findet sich eine sehr charakteristische Glomerulosa, deren kleine unregelmäßig gestaltete Zellen zu kleinen Ballen, nur stellenweise zu länglichen Strängen angeordnet sind. Diese Zellen enthalten in ihrem Protoplasma sehr wenig Fett und besitzen einen eirunden sehr chromatinreichen Kern. Die sich anschließende beim Erwachsenen 3 mm breite Fascicularis besteht aus ziemlich großen ganz mit Fettvacuolen erfüllten Zellen, deren Stränge von recht kräftigen

Bindegewebszügen eingescheidet erscheinen. Eine Reticularis konnte ich nur stellenweise beim jungen, gar nicht beim erwachsenen Tiere abgrenzen, da bei diesem sämtliche Elemente bis zur Markgrenze genau den Charakter der Fasciculosazellen zeigten, und ebenso wie diese stark mit Fett erfüllt waren. Dort wo beim jungen Tier eine Reticularis sich abgrenzen ließ, waren die Zellen kleiner und fettärmer, auch war daselbst etwas braunes Pigment nachzuweisen, das ich beim erwachsenen Tier vermißte. Die Marksubstanz grenzt sich ziemlich scharf von der Rinde ab, ohne daß eine bindegewebige Zwischenschicht ausgebildet wäre (Abb. 24). Die Markzellen sind in schmalen langgestreckten Paketen angeordnet, deren Längsachse parallel zur Oberfläche des Organes steht, während die undeutlich abgegrenzten Zellstränge der Rinde radiär verlaufen und, da diese mit jenen einen rechten Winkel einschließen, ist die scharfe Abgrenzung gegeben. Neben Paketen dunklerer sind größere Massen hellerer Zellen vorhanden. In der Marksubstanz ist in den äußeren Schichten zartes, in den inneren sehr derbes Bindegewebe entwickelt, kleine Inseln von Rindengewebe liegen in ihr zerstreut (Abb. 21). Mächtige Züge von meist markhaltigen Nervenfasern finden sich in großer Zahl, die wahrscheinlich vorhandenen Ganglienzellen habe ich nicht zu Gesicht bekommen. Die Venen werden von viel Bindegewebe und glatter Muskulatur umscheidet. Auch ziemlich mächtige Arteriae perforantes dringen direkt ins Mark ein. Auch in der Rinde ist das Bindegewebsgerüst auffallend mächtig entwickelt, was sich wahrscheinlich durch die absolute Größe des Organes erklären läßt. Die relativ kleinen, dicht gedrängten mit ovalen Kernen versehenen Markzellen waren nur stellenweise gut genug konserviert, um cytologische Angaben zu ermöglichen. Es fanden sich da Sphären mit kurzen stäbchenförmigen Diplosomen.

Es sei noch erwähnt, daß beim jugendlichen Tier das Bindegewebe an der Rindenmarkgrenze noch viel stärker erschien, es sich also ähnlich, wie beim Menschen beschrieben wurde, um eine Rückbildung einer Markkapsel und der innersten Rindenschichte handeln könnte. An den teilweise stark mit Blut gefüllten Gefäßen der Rinde zeigte sich, daß die Gefäße im Bereiche der Fasciculosa nicht als gewöhnliche Kapillaren aufgefaßt werden können, da sie außerordentlich weit waren und konstant überall 3—5 Reihen von Blutkörperchen enthielten.

Bei einer Nebenniere eines anderen weiblichen Elefanten (Formolmaterial), bei dem die Fettinfiltration viel weniger ausgesprochen war, traten die Sphärenapparate in den Zellen der Fasciculosa auch ungemein deutlich hervor.

Rhinoceros unicornis.

Die etwa 5 cm lange und 2,5 cm breite bohnenförmig zusammengedrückte Nebenniere des Rhinoceros, die mir in Formol fixiert vorlag, zeigte recht interessante Verhältnisse, indem schon makroskopisch eine starke Faltung der Rinde zu bemerken war und auch der Querschnitt eine ausgiebige Verlagerung der Rindenpartien ins Innere des Marks erkennen ließ. Die Rinde erscheint durch zahlreiche derbe bindegewebige Balken in radiärer Richtung viefach geteilt. Es findet sich unter der sehr derben Bindegewebskapsel eine schmale aber deutlich ausgeprägte Glomerulosa. Die Hauptmasse der Rinde wird eingenommen von der mächtig entwickelten Fascicularis, deren Zellstränge durch die zahlreichen Faltungs- und Verwerfungserscheinungen der Rinde fast nirgends der Länge nach senkrecht getroffen werden können. Diese Zellelemente sind außerordentlich fettreich, so daß schon makroskopisch diese Schichte sich glänzend weiß von ihrer Umgebung abhebt. Die relativ schmale Reticularis, in welcher die Zellkerne etwas größer erscheinen als in den beiden erstgenannten Schichten, zeigt einen sehr unregelmäßigen Aufbau, besonders gegen die Rindenmarkgrenze zu, und enthält viele auffallend weite präkapillare Venen, wie man sie sonst in dieser Schicht nicht trifft. Wie bei vielen anderen Tieren läßt sich, es ist dies auch an dem nicht ganz einwandfrei erhaltenen Material noch mit genügender Sicherheit zu sehen, ein Degenerationsprozeß in den Zellen dieser Schicht auffinden, der stellenweise mit intensiver Pigmentbildung einhergeht. Es finden sich dann nahe der Rindenmarkgrenze im Gewebe verstreut einzelne recht große Zellen, welche grobe braunschwarze Pigmentkörnchen neben den pyknotischen, häufig in der Zweizahl vorhandenen Kernen enthalten, aber auch das Protoplasma dieser Zellen erscheint eigentümlich braungelb gefärbt. Stellenweise finden sich derartige Zellen auch in Hohlräumen innerhalb der Zellstränge der Reticularis, in denen sich daneben entweder nur einzelne lymphatische Elemente vorfinden, oder aber rote Blutkörperchen, da offenbar manche dieser Hohlräume mit den Blutgefäßen kommunizieren, die Pigmentzellen einschließen. Rinde und Mark

sind durch ein derbes Bindegewebsgerüst, eine richtige Kapsel, geschieden, die nur von den Blutgefäßen durchbrochen wird. An einzelnen Stellen scheinen zarte Stränge von Rindenzellen die Markkapsel zu durchsetzen. Das Mark besteht aus rundlichen, im vorliegenden Falle nur ungenügend konservierten Zellen, mit teilweise ovalen Kernen, die durch grobe Bindegewebszüge in Gruppen geteilt sind. Es finden sich massenhaft mächtige markhaltige Nervenstämme, die hauptsächlich in der Längsrichtung des Organes ziehen, neben den in ihren Verästelungen zartwandigen Venen, gröbere Venenstämme, die reichlich von Strängen glatter Muskulatur umscheidet sind, und mehrere, ziemlich mächtige Arterienstämme. Man sieht stellenweise Bilder, die geradezu an arterio-venöse Anastomosen denken lassen, auch gehen die dickeren Venenstämme sehr unvermittelt in die zarten über. Erwähnenswert sind in der Kapsel vorhandene Stränge glatter Muskulatur.

Wie schon erwähnt, ist an vielen Stellen die Rinde in das Innere des Markes, immer in der Umgebung von Gefäßen verlagert, so daß dann auf dem Querschnitt sehr auffallende Rindeninseln erscheinen.

Equus caballus.

Die Nebenniere des Pferdes ist oft und eingehend beschrieben worden; ich möchte nur hier hervorheben, daß an ihr deutliche Faltungserscheinungen in der Rinde fehlen, indem durch die Kapseltrabekel nur die Glomerulosa nach innen eingestülpt wird. Die Zellelemente der Rinde sind verhältnismäßig recht klein und mäßig lipoidreich. Mitotische Vorgänge scheinen recht selten zu sein, ebenso irgendwelche deutliche Degenerationsbilder in der innersten Schicht.

Ohne daß man von einer deutlichen Markkapsel sprechen könnte, ist die Abgrenzung des Markes eine sehr scharfe und es scheinen Verlagerungen von Rindengewebe ins Mark wenig vorzukommen. Stellenweise finden sich an der Markgrenze einzelne vergrößerte Zellen mit pyknotischem Kern und gelblichen Pigmentkörnern. Die Markzellen scheinen zweierlei Typen anzugehören, indem die einen typische Zylinderepithelform besitzen, wie wir sie etwa bei Spermophilus finden, während der zweite Typus unregelmäßig geformt ist und in seinen Zellen die Kerne nicht wie in dem ersteren polar gelagert sind. Das Protoplasma der ersteren Form zeigt sich von unmeßbar feinen Granulis dicht erfüllt, die nur den winzigen Raum der Sphäre dicht neben dem Kern kaum erkennbar freilassen.

In den Elementen der zweiten Art finden sich gröbere Granula neben den feinen, es ist aber nicht auszuschließen, ob diese nicht durch Fällungen innerhalb der nicht genügend fixierten Zellsubstanz als Kunstprodukte entstehen. Auch Lipoidtropfen sind häufig vorhanden, worauf schon Mulon hinwies. Markhaltige Nerven finden sich reichlich, einzeln gelegene Ganglienzellen waren in meinen Präparaten nur selten getroffen. Innerhalb des ziemlich kräftigen Bindegewebes, welches die Markzellenballen umkleidet und trennt, finden sich eigentümliche, mit Eisen-Hämatoxylin dunkel färbbare, kleine stark verästelte Gebilde, deren Verästelungen zwischen einzelne Markzellen hineinreichen können. Es handelt sich nicht um kernhaltige Gebilde, da ich umsonst den zu diesen Objekten gehörenden Kern gesucht habe. Im ganzen erinnern diese Objekte in ihrer Form an winzige Gliazellen oder Clasmatocyten ohne Kern. Proliferationserscheinungen konnte ich mit Sicherheit in Mark und Rinde nicht nachweisen.

Capra hircus.

Die Nebenniere der Ziege besitzt eine sehr breite Rinde und auch ein voluminöses Mark. Unter einer sehr derben Kapsel befindet sich eine aus stark gewundenen Zellsträngen, die in radiärer Richtung mehrere Lagen von Windungen aufweisen, ziemlich kompliziert gebaute Glomerulosa. Die Zellen, welche die Stränge der Fascicularis und Reticularis bilden, waren bei dem mir vorliegenden Exemplar fast alle ganz gleich groß und ließen nur eine geringe Größenabnahme gegen die Markgrenze zu erkennen. Ebenso wie die Elemente der Glomerulosa waren sie vollkommen fettfrei, nur höchst vereinzelt fand sich in den äußeren Schichten eine oder die andere Lipoidvacuole. Neben dem rundlichen Kern enthalten die Zellen ein feinkörniges Protoplasma, in dem eine kompaktere und dunkler färbbare Partie, nicht immer dicht neben dem Kern gelegen, wahrscheinlich die Sphäre darstellt. Auffallend ist eine eigentümliche plasmatische Grenzschicht, die eine besonders scharfe Zellkontur bedingt. Das Mark grenzt sich nicht sehr scharf von der Rinde ab und besteht aus länglichen Zellsträngen, die fast überall die Lumina der zahlreichen weiten Venen in charakteristischer Weise einsäumen. Die meisten Markzellen haben polyedrische Form. Die ovale Kernform herrscht vor, Kernzerschnürungsbilder sind angedeutet. Die Sphäre der Zellen trat trotz der günstigen Erhaltung nicht deutlich hervor.

Das Bindegewebe ist nicht allzu zart entwickelt. Markhaltige Nervenfasern und Ganglienzellen sind mir nicht aufgefallen. Degenerationserscheinungen konnte ich nicht auffinden, dagegen fand ich vereinzelte Mitosen sowohl in der Rinde wie im Mark. Pigment war nicht vorhanden.

Die Nebennieren von

Bos taurus und Ovis aries

habe ich mit verschiedener Methodik eingehend untersucht, aber gegenüber den älteren Beschreibungen und den neueren Angaben von Mulon, Günther, Dewitzky nichts wesentlich Neues gefunden und nur die Verhältnisse im Mark bei der späteren Erörterung der Sekretbildung verwertet. Stillings Angabe über Pigmentzellen bei Schecken konnte bestätigt werden.

Camelopardalis giraffa.

Die Nebenniere einer Giraffe (älterer Bock) zeigte etwa die doppelte Größe des Organes des Rindes, ist diesem sonst in der Form ähnlich. Eine oberflächliche Faltung fand sich nicht, dagegen an einer Stelle eine geringe Verlagerung von Rindensubstanz ins Mark.

Histologisch steht diese Nebenniere zwischen dem Bilde, das wir beim Pferde einerseits und andererseits vom Rinde kennen. Unter der sehr derben Kapsel, die aus mehreren Bindegewebslagen besteht, findet sich eine prachtvoll ausgebildete Zona arcuata ganz ähnlich wie beim Pferde nur noch viel mächtiger gefaltet, indem die Zellsäulen ungleich länger sind, gelegentlich gerade radiär verlaufen, an anderen Stellen stark gekrümmt und verworfen erscheinen. Die länglichen kleinen Elemente dieser Schicht sind fettarm. Es folgt in etwa gleicher Breite die Fascicularis und die Reticularis. Die Zellen der ersteren enthalten ziemlich große Lipoidvacuolen, lassen die Lage der Sphäre erkennen, die Elemente der Reticularis sind etwas kleiner und erscheinen so hochgradig von Fett erfüllt, daß die Kerne deformiert aussehen, und daß diese Zone an eine maximal verfettete Leber erinnert. Da zwischen den Strängen der Reticularis das Bindegewebe außerordentlich derb entwickelt ist, so ist auch eine Markkapsel zu unterscheiden. Die Anordnung der Markelemente in länglichen Paketen, die zum Teil deutlich zylinderförmige Zellen, zum Teil aber polymorph geformte Markzellen enthalten, erinnert

durchaus an das Mark des Rindes. Alle Elemente und ihre Kerne sind aber kleiner. Markhaltige Nerven sind vorhanden. Pigment fehlte vollständig.

Tragulus javanicus.

Die Nebenniere des Zwergmoschustieres läßt in der Rinde nur andeutungsweise die Schichten erkennen, indem die Rinde überhaupt außerordentlich ungegliedert und fettarm erscheint. Der Abschnitt der Glomerulosa wird nur durch die Zellgröße und durch die Umfassung der teilweise starkgekrümmten Zellstränge durch Bindegewebe gekennzeichnet. Die Elemente der Fasciculosa liegen in ziemlich derben, aus mehreren Zellreihen gebildeten Strängen, bei denen durch einen gewissen Grad von seitlicher Kompression eine eigentümliche traubige Anordnung der Elemente sich ausprägt (Abb. 7). Die schmale Reticularis enthält sehr kleine Elemente, Pigment ist nicht vorhanden. In einer sonst bei keinem anderen Tiere beobachteten Weise zeigt sich hier ein Fehlen irgendeines Lipoidinhaltes in den Zellen. Das Protoplasma der beiden äußeren Schichten enthält nur feinste Granula, die ganz ähnlich aussehen, wie die gut fixierten Granula einer mit Chromsalzen konservierten Markzelle des Pferdes. Es erscheint deshalb auch die ganze Rinde sehr dunkel gefärbt. Die innerste Schichte nur enthält etwas gröbere rundliche Körnchen im Protoplasma ihrer Zellen, Lipoidvacuolen sind auch hier nicht zu konstatieren. Die sich scharf abhebende Marksubstanz zeigt keinerlei Kapselbildung, die polyedrischen Zellen sind mit runden Kernen versehen, das Vorkommen der Sphäre ist angedeutet, das Protoplasma enthält feinste Granula.

Phocaena communis.

Die verhältnismäßig voluminöse Nebenniere eines männlichen jungen Tümmlers, die ich kurz nach dem Tode konservieren konnte, zeigte eine sehr stark gefaltete Rinde, so daß makroskopisch der Querschnitt geradezu an den Querschnitt der Kleinhirnrinde erinnerte, dabei ist die Rinde in das ebenfalls recht voluminöse Mark eingestülpt und kräftige Bindegewebstrabekel gehen überall von der Kapsel in die Tiefe der Rinde hinein ohne die Markgrenze ganz zu erreichen. Die Unterscheidung der 3 Rindenschichten, waren an dem mir vorliegenden Material kaum durchzuführen, trotzdem das Objekt leidlich gut erhalten war, da weder eine deut-

liche Glomerulosa noch eine typische Fascicularis entwickelt war. Alle Rindenzellen waren unregelmäßig polygonal geformt und zeigten rundliche, nicht besonders große Kerne. Die der Markgrenze anliegenden Zellschichten besaßen kleinere Elemente, die mehr flachgedrückt schienen. Auch die Zellen des Markes, die in ganz kleinen rundlichen Paketen durch starke Bindegewebszüge getrennt liegen, sind verhältnismäßig klein. Die Rindenmarkgrenze zeigt stellenweise eine stärkere Bindegewebsschicht, an anderen Orten ist der Kontakt beider Schichten ein innigerer. Züge von markhaltigen Nerven sind häufig im Mark zu finden. Ganglienzellen fand ich nicht.

Lemur rufifrons.

Die verhältnismäßig kleine und schmale Nebenniere dieses Halbaffen zeigt auf dem Querschnitt eine recht schmale Rinde und ein voluminöses Mark, so daß schätzungsweise das Volumen von Mark und Rinde etwa gleich sein dürften. Jedenfalls handelt es sich um eine relativ besonders mächtige Markentwicklung. An der sehr einfach gebauten Rinde unterscheidet man eine schmale deutliche Glomerulosa mit sehr chromatinreichen Kernen innerhalb ziemlich kleiner, protoplasmaarmer Zellen. Aber nicht überall ist die Glomerulosa entwickelt und man trifft Stellen an, an denen Zellen vom Typus der Fasciculosa unmittelbar unter der Oberfläche liegen, ein Bild, das ich sonst niemals angetroffen habe. Die Elemente der Fasciculosa sind viel größer, enthalten einen kreisrunden Kern, viele kleine Lipoidvacuolen, die auch schon in der Glomerulosa vorkommen, eine Sphäre ist eben angedeutet. In den mit gleich großen Kernen aber viel kleineren Protoplasmakörpern versehenen unregelmäßig polygonalen Zellen der Reticularis sind die Kerne wieder chromatinreicher, im Protoplasma finden sich, vielleicht durch Verschmelzung kleinerer Fetttröpfchen entstandene große Lipoidtropfen. Pigment war nicht vorhanden. Das allerorten scharf abgegrenzte Mark wird nicht überall von der Rinde umgeben, sondern reicht stellenweise bis unter die Kapsel. Es besteht aus ziemlich voluminösen in kleine Pakete zusammengefaßten Zellen, welche große Kerne, häufig in der Zweizahl enthalten. Die deutliche Sphäre, die innerhalb des feinkörnigen Protoplasma hervortritt, ist an Volumen dem Kern gleich, manchmal überlegen. Amitotische

Vorgänge sind angedeutet, mitotische sind mir nicht aufgefallen. Von Ganglienzellen und Nerven war wenig zu sehen.

Lemur Catta.

Die etwas größere Nebenniere dieses Halbaffen ist ebenfalls langgestreckt. In ihr finden wir aber wesentlich andere Verhältnisse, indem die Rinde an Volum hier das Mark beträchtlich übertrifft, ferner überall eine verhältnismäßig voluminöse Zellschichte als Glomerulosa entwickelt ist, indem die zugehörigen Zellen kleine Säulchen bilden. Der Uebergang der Glomerulosazellen, in denen man Mitosen nicht selten findet, in die Zellen der Fasciculosa ist besonders schön zu sehen, indem allerlei Zwischenstadien in bezug auf Protoplasma und Kernwachstum in den Strängen zu finden sind. Mehrkernige Zellen kommen vor. Mitosen scheinen hier selten zu sein. Stellenweise findet sich eine Faltung der Rinde alle Schichten betreffend, auch werden kleine Teile der Rinde inselförmig ins Mark verlagert. Die Zellen der Fasciculata zeigen das Diplosom in der Sphäre deutlich. Gleichzeitig vermindert sich der Fettgehalt der Zellen, um gegen die Reticularis zu nach innen wieder größer zu werden (Abb. 26). Die Elemente der innersten Schichte sind gewöhnlich kleiner, fettärmer, mit dem Längsdurchmesser quer gestellt. Das ziemlich kompakt gebaute Mark ist sehr scharf gegen die Rinde abgegrenzt, in den Zellen desselben finden sich neben den nicht sehr voluminösen Kernen deutliche Sphären, auch der Netzapparat ist im Eisenhämatoxylinbild angedeutet, sowie verschiedenen Schollen, die vielleicht mit ihm zusammenhängen (Abb. 46).

Lemur macaco.

In bezug auf die Anordnung der Rindenelemente (Abb. 10) ist die Nebenniere dieses Halbaffen der von Lemur Catta sehr ähnlich, dagegen ist die Anordnung der Markzellen wesentlich verschieden, so daß auch das Verhältnis zwischen Rinde und Mark etwas zugunsten des Markes verschoben erscheint. Auch die Zytologie der Rinde entspricht dem Bilde bei Lemur Catta, dagegen zeigt sich das Mark sehr deutlich in stark von Bindegewebe eingescheidete Stränge aufgelöst, in welchen die Zellen als schmale dichtgedrängte palissadenartig angeordnete Reihen erscheinen (Abb. 45). Es finden sich hellere und dunklere Zellen, welche vereinzelte rundliche Körnchen enthalten, daneben solche, welche fast ganz von solchen Körnchen

erfüllt sind, so daß man den Eindruck von verschiedenen Stadien eines sekretorischen Prozesses erhält, der geradezu an Bilder in Drüsen mit äußerer Sekretion erinnert und in dieser Intensität von mir bei keinem anderen Tiere angetroffen wurde, wenn auch verschiedene Autoren solches gesehen haben wollen. Die fast vollkommen fettfreie Rinde enthält in den sehr kleinen dem Mark anliegenden Zellen der Reticularis stellenweise massenhaft kugelrunde Körnchen. In den Markzellen war trotz vorzüglicher Konservierung fast nirgends die geringste Andeutung des bei anderen Lemuren so besonders deutlich hervortretenden Sphärenapparates zu sehen (Abb. 45). Faltungserscheinungen der Rinde, sowie kleine Adenombildungen, sind auch hier zu sehen. So wird durch die eintretende mit starker Muskulatur versehene Vene die Rinde mit allen ihren Teilen ins Mark vorgestülpt.

Saimiris sciurea.

Die Nebenniere dieses neuweltlichen Affen zeigt unter einer verhältnismäßig derben Kapsel eine schmale Rinde neben einem voluminösen Mark. Die Rinde ist in ihrem Aufbau der der anderen Affen ziemlich ähnlich, doch ist die Glomerulosa etwas stärker als bei den übrigen von Bindegewebe eingescheidet. Die Fasciculosaelemente sind nicht wesentlich größer als die übrigen und zeigen außer Lipoidtropfen keinerlei Einschlüsse, die Reticularis unterscheidet sich kaum von ihnen. An der Rindenmarkgrenze findet sich ringsum eine Lage ziemlich großer, häufig mehrkerniger, degenerierender Elemente, welche ein offenbar durch ein Lipochrom gefärbtes, stark vakuolisiertes Protoplasma enthalten und an die Verhältnisse, die sich bei Mäusen finden, erinnern. Pigment fehlt. Das scharf abgegrenzte Mark enthält gröbere Pakete polygonaler Markzellen mit polymorphen Kernen. Zentralapparat nicht sichtbar. Es finden sich in die Marksubstanz eingelagert mehrere, aus typischen Rundzellen aufgebaute Anhäufungen lymphoiden Gewebes, richtige kleine Lymphfollikel, mit dem entsprechenden Stützgewebe. Es scheint sich nicht um etwas Pathologisches dabei zu handeln, indem weder Riesenzellen noch Bakterien sich nachweisen ließen. Proliferationserscheinungen konnte ich in Mark und Rinde nicht finden, doch zeigten sich Andeutungen von amitotischen Zerschnürungen im Mark. Markhaltige Nervenzüge lassen sich bis ins Zentrum verfolgen.

Hapale jacchus.

Die Nebenniere des Brüllaffen zeigt in der Rinde recht einfache Verhältnisse. Eine Glomerulosa ist kaum angedeutet und ihre Zellen heben sich von den Zellsträngen der Fasciculosa nur ganz wenig ab. Auch die Reticularisbildung ist gerade nur angedeutet. Der Fettreichtum nimmt gegen das Mark hin zu, und es finden sich in den innersten Rindenschichten neben kleinen Vacuolen einzelne, den Kern an Größe übertreffende Fetttropfen. Pigment fehlt vollkommen. Auch Proliferations- und Degenerationserscheinungen sind nicht auffallend. An der Rindenmarkgrenze finden wir keine trennende Bindegewebsschicht, dagegen zeigen sich an diesem Orte fast überall ziemlich häufig Leukocyten und zwar mononukleäre und polymorphkernige in einer schmalen Schicht angeordnet, auch im Mark sind sie nicht selten. Die Markzellen selbst sind zu kleinen Paketen angeordnet von wenig Bindegewebe umscheidet und besitzen vorwiegend ovale Kerne. Eine Sphäre fiel nicht auf, auch Proliferationserscheinungen scheinen selten vorzukommen.

Ateles hypoxanthus.

Die ziemlich große Nebenniere dieses Neuweltaffen zeigt auf dem Querschnitt eine stark entwickelte Rinde neben einem noch voluminöseren Mark. Unter der derben Kapsel findet sich eine schmale Glomerulosa, deren Zellen fettlos sind, während die der Fascicularis massenhaft kleine Lipoidtropfen enthalten, wie etwa beim Kaninchen. Dem Kern anliegend, findet sich eine deutliche Sphäre mit dem Zentralkörperchen. Die aus etwas massiveren, fettarmen Zellsträngen zusammengesetzte Reticularis enthält keinerlei Einschlußkörper. Innerhalb der Reticularis finden sich einzelne, offenbar degenerierende Zellen, die in einem scheinbar ganz homogenen Plasma kleine Häufchen von Pigmentkörnchen zeigen, aber gerade an der Rindenmarkgrenze selbst vermißte ich deren Auftreten. Rinde und Mark sind durch eine zarte, aber deutliche Kapsel voneinander getrennt, die Markzellen sind in auffallend regelmäßige Paketen durch gut entwickeltes Bindegewebe gegliedert und enthalten ein besonders helles Plasma in dem stellenweise einige pseudochromosomenartige Schollen zu finden sind. Die durchwegs langgestreckten ovalen Kerne (Abb. 42) sind verhältnismäßig groß und zeigen unregelmäßige amitotische Kernzerschnürungserscheinungen

nicht selten und sind der ausgeprägteste Typus der ovalen Kerne. Die Gefäße des Markes sind wenig voluminös, markhaltige Nervenfaserzüge lassen sich nachweisen, Ganglienzellen hingegen sind mir nicht aufgefallen.

Cebus albifrons.

Die Nebenniere dieses Affen zeigt auf dem Querschnitt eine ziemliche Faltung, so daß in verkleinertem Maßstabe ein ähnliches Bild, wie es die Nebenniere des Schimpansen darbietet, sich zeigt, allerdings finden sich nicht überall Markelemente zwischen den zusammengefalteten beiden Rindenschichten (was ja auch beim Menschen häufig vorkommt). Unter der derben Kapsel liegt eine schwach entwickelte Glomerulosa, die Stränge der Fascicularis und die wenig deutliche Reticularis sind lipoidarm und bieten keinerlei Besonderheiten. Das ziemlich voluminöse Mark ist ohne Kapselentwicklung ganz scharf von der Rinde abgeschlossen und es finden sich keine verlagerten Rindenelemente innerhalb des Markes. Die Markelemente selbst sind unregelmäßig polygonal und besitzen vorwiegend ovale Kerne. Das Bindegewebe ist im Bereich der Rinde zart, etwas kräftiger im Mark entwickelt.

Macacus rhesus.

Die Nebenniere von Macacus zeigt in der Rinde die 3 Schichten in deutlicher Ausbildung (Abb. 11). Die schmale Glomerulosa besteht aus kleinen Zellen, die einzelne große Lipoidvacuolen enthalten. Man findet in dieser Schicht Mitosen, wenn auch nicht häufig. Die Stränge der Fascicularis, die fast überall einreihig sind, bestehen aus mehr als doppelt so großen Elementen. Jede Zelle enthält neben dem rundlichen 9 μ großen kugligen Kern das Diplosom, das ziemlich schwer zu differenzieren ist, innerhalb eines kleinen hellen Hofes. Der zentrale Teil der Zelle besteht außerdem aus fast homogenem Protoplasma, während an der Peripherie hauptsächlich kleine Lipoidvacuolen sich befinden. In dem homogenen Teil des Protoplasmas sind kurze und längere Stränge von mit Eisenhämatoxylin färbbaren Schollen eingeschlossen, die aber niemals den Kern selbst oder die Peripherie der Zelle berühren. Diese eigentümlichen Schollen lassen sich weder mit Mitochondrien verwechseln, noch auch entsprechen sie den „Corps sidérophils". Dieselben finden sich auch in den kleineren Zellen der Reticularis, wo aus ihnen scheinbar kleinste Pigment-

körnchen hervorgehen. Lymphoide Elemente, hauptsächlich polymorphkernige Leukocyten, finden sich vereinzelt in der Rinde. Das Mark enthält polyedrische Zellen, welche nicht deutlich zu Ballen vereinigt sind, da das Bindegewebe sehr zart ist, auch an der Rindenmarkgrenze ist keine Kapselbildung entwickelt. Die in der Größe sehr wechselnden Markzellen lassen stellenweise eine kleine Sphäre erkennen. Die Kerne zeigen häufig amitotische Zerschnürungen. An manchen Orten umschließen die Markzellen typische schlauchartige Lumina.

Macacus sinicus.

Die Nebenniere von Macacus sinicus zeigt ziemlich ähnliche Verhältnisse wie die des Rhesusaffen nur mit dem Unterschied, daß bei dem vorliegenden Exemplar alle Schichten der Rinde sehr lipoidarm waren und sich weder in der schmalen, aber deutlichen Glomerulosa noch in den anderen Schichten eigentliche Fettvacuolen nachweisen ließen. Stellenweise finden sich in der Glomerulosa und der Fascicularis rote Blutkörperchen, die anscheinend innerhalb der Gewebsbalken liegen und so regellos verteilt sind, als ob sie in das Zellinnere aufgenommen wären, trotzdem sämtliche Kapillaren in der Folge der Durchspülung blutleer klaffen, doch entspricht das Bild n'cht einem Extravasat. Die Rindenmarkgrenze ist deutlich, trotzdem das Bindegewebe des Markes recht zart ist. Die Markzellen sind in langen Strängen und Paketen angeordnet, sie besitzen vorwiegend ovale Kerne. Der Sphärenapparat ist kaum zu erkennen, Proliferationserscheinungen, die ich in der Rinde vermißte, sind auch in der Marksubstanz selten. Auch lassen sich unter den Markzellen zweierlei Typen wie bei manchen anderen Tieren unterscheiden, von denen der eine ein stärker acidophiles Plasma zeigt und zylindrischen Bau aufweist, während die innen gelegenen anderen Zellen kleiner, unregelmäßig geformt und basophil sind. Besonders interessant war der Befund der Nebenniere eines neugeborenen Exemplares von Macacus sinicus. Ganz ähnlich, wie wir es beim neugeborenen Menschen kennen, finden wir hier unter einer zarten Kapsel eine gut ausgebildete Glomerulosa, eine ziemlich lipoidreiche Fasciculosa und die Reticularis in ihrer Bildung erst angedeutet, dagegen vermissen wir eine eigentliche Marksubstanz vollkommen und es finden sich höchstens vereinzelte Pakete unscheinbarer, kleiner,

rundlicher Zellen mit kleinen Kernen, die die Sympathikogonien sein dürften. Dabei ist das Zentrum des Organs von weiten, venösen Gefäßen erfüllt. Wir haben somit, ganz ähnlich wie beim Menschen, auch bei diesem Affen erst in der Postfötalperiode die Entwicklung der Marksubstanz zu erwarten.

Macacus cynomolgus.

Die Nebenniere dieses Affen zeigt eine etwas schmälere Rinde, deren Dreiteilung schon mit freiem Auge deutlich sichtbar ist, indem die Glomerulosa mit dem äußersten Teile der Fascicularis zusammen ganz fettarm erscheinen und mit sauren Farbstoffen intensiv färbbar sind, während die inneren Teile der Fascicularis, wo die Zellen von kleinen Fettvacuolen ganz erfüllt sind, wenig sauren Farbstoff annehmen (Abb.12). Die Zellen der Reticulosa erscheinen wiederum viel kleiner, unregelmäßig polyedrisch und sind fettarm. Zwischen den Zellsträngen der Glomerulosa finden sich an vielen Stellen durch Dehiszenz zustandegekommene Hohlräume. Die Zellkerne aller Schichten zeigen die Erscheinung der gemischten acidophilen und basophilen Kerne, die ja auch sonst gefunden wird (Wiesel), in besonders ausgeprägtem Maß. Die Marksubstanz besteht aus ganz kleinen Ballen von Zellen, das Bindegewebe ist außerordentlich zart entwickelt, auch an der Rindenmarkgrenze. Die Markzellen selbst sind unregelmäßig geformt und haben polymorphe Kerne. Es finden sich häufig Mitosen in ihnen, manchmal sogar mehrere nebeneinander. Sehr häufig begegnet man Ganglienzellen oder kleinen Gruppen von diesen, die enge in die Markballen eingelagert erscheinen.

Cynoscephalus hamadryas.

Die Nebenniere des Mantelpavians zeigt ein ziemlich exzentrisch gelegenes Mark, indem das Mark an einer Stelle in der Gegend des Veneneintrittes nicht von der Rinde eingehüllt wird. Die Rinde zeigt unter einer starken Kapsel eine deutliche Glomerulosa, die in der Anordnung etwas sich durch auffallendere Ausbildung der Krümmungen der Stränge von der der übrigen Affen unterscheidet. Die Zellen enthalten ziemlich viel Lipoidvacuolen. In der Fasciculosa tritt die Anordnung der Stränge weniger deutlich hervor, wie bei anderen Affen und es sind innerhalb derselben zahlreiche Hohlräume ausgebildet. Die Reticulosa enthält kleinere Elemente als die Fasciculosa, auch treten in ihr nicht so deutlich, wie in der ersteren, die

Sphären mit den Diplosomen hervor. Auffallend ist in der innersten Schichte das zahlreiche Vorkommen verschiedenster Typen von Wanderzellen, mononukleärer und polynukleärer Leukocyten, auch finden sich kleine zahlreiche Extravasate in dieser Schicht. Das Mark schließt sich an die Rinde dicht an, so daß makroskopisch die Markrindengrenze schwer wahrzunehmen ist. Die Markzellen liegen in kleinen von Bindegewebe umhüllten Paketen beisammen, sind unregelmäßig geformt und enthalten sehr verschieden geformte Kerne, in denen amitotische Zerschnürungen häufig zu sehen sind. Auch hier findet sich kleinzellige Infiltration. Die kleine Sphäre ist von einem zarten Netzapparat umgeben, der nur stellenweise deutlich hervortritt. Die innersten Schichten der Reticularis enthalten Pigment in Form ziemlich grober braunschwarzer Körnchen.

Hylobates syndactylus.

Auch die Nebenniere dieses Menschenaffen zeigt große Aehnlichkeit mit der der anderen Anthropoiden hinsichtlich der relativen Größe und der ausgesprochenen Oberflächenfaltung und Form. Allerdings ist sie etwas weniger stark gefaltet als die der anderen Anthropoiden. Das in den Tropen frisch in Alkohol konservierte Material ließ alle Details gut erkennen. Unter der sehr derben Kapsel findet sich eine gut ausgebildete Glomerulosa, in ihrer Anordnung der menschlichen ziemlich ähnlich. Die aus mehreren Zellreihen bestehenden Stränge der Fascicularis waren durch sehr stark hyperämische Gefäße getrennt, die Zellen der Fascicularis waren ziemlich fettarm, nur einzelne fettreichere Exemplare fanden sich vor, die Stränge gehen unmerklich in die Reticularis über, welche reichlich dunkelbraunes Pigment in feinsten Körnchen enthält. In den Zellen der beiden inneren Schichten tritt neben den Pigmentkörnchen und kleinen, mit Eisen-Hämatoxylin färbbaren Granulis die ziemlich große Sphäre deutlich hervor. Während wir in der Fascicularis in ihrer Mitte punktförmige Diplosomen finden, treten in den Sphären der Reticulariszellen mit außerordentlicher Schärfe stets 2 stäbchenförmige, äußerst typische Centriolen hervor, die sich in jeder Zelle dicht neben dem Kern 2—3 μ lang (!) nachweisen lassen (Abb. 33). Man beobachtet an diesen Gebilden alle jene Stellungsvariationen, wie sie etwa in den häufig reproduzierten Abbildungen Schreiners von den stäbchenförmigen Centrosomen in den Spermatocyten von Myxine wiedergegeben wurden. Ohne

scharfe Trennung berühren sich Rinden- und Markelemente, das Bindegewebe ist spärlich entwickelt. Die Anordnung der Markzellen, die ungenügend durch den Alkohol konserviert waren, entspricht der bei anderen Anthropoiden, Nervenzüge und Ganglien fielen mir nicht auf, dagegen lag der Kapsel innerhalb der hauptsächlichsten Furche des Organes ein mächtiges Ganglion an. In der Wandung der größeren Venen finden sich sehr kräftige Bündel glatter Muskeln, anscheinend ziehen vereinzelte solche auch unabhängig von den Gefäßen durch die Marksubstanz.

Troglodytes niger.

Die Oberfläche der Rinde erscheint beim Schimpanse ganz ähnlich wie beim Menschen gefurcht und das bedingt auch eine Faltung der Rinde wie bei diesem, so daß dadurch auch die Grenzbeziehung zwischen Rinde und Mark entsprechend vergrößert erscheint. Diese Vorkommnisse sind also nicht etwa ein alleiniges Merkmal des Menschen wie Landau annahm.

In der Rinde finden sich die 3 Schichten ausgebildet, wobei die Reticularis wenig deutlich abzugrenzen ist. Bei einem jüngeren Exemplar ist die Rinde fast vollkommen frei von Fett und demgemäß zeigen alle Zellen ein dunkles Protoplasma. Die Bälkchen der Glomerulosa sind häufig so angeordnet, daß weite Kapillaren anscheinend von ihnen umfaßt werden. Die Rindenmarkgrenze ist nicht sehr scharf ausgebildet. In allen Teilen der Rinde finden sich helle und dunkle Kerne, welche die Farben beim regressiven Färbeprozeß verschieden festhalten, mosaikartig gemischt („saure" Kerne nach Unna?). Irgendwelche Vermehrungserscheinungen der Kerne sind in der äußersten Schicht nicht auffällig, nur einzelne Mitosen fanden sich. Die Marksubstanz zeigt ziemlich lockere Balken und dazwischen sehr viele, weite, überall deutlich mit Endothel ausgekleidete, venöse Gefäße. Bei dem untersuchten jugendlichen Exemplar fand ich unter den Markzellen immer einzelne sehr große Exemplare auch mit auffallend mächtigen Kernen. Eine Anzahl von Kernen im Mark zeigten Kernteilungsfiguren.

Bei einem alten Exemplar fanden sich ganz ähnliche Verhältnisse, die Glomerulosa unterschied sich von der zunächst gelegenen Schichte durch die geringere Größe der Zellen und auch die Zellen der Reticularis waren wiederum etwas kleiner wie die der Fasciculosa. Die zu innerst gelegenen Rindenzellen lassen wie beim

menschlichen Foetus deutliche Sphären umgeben von einem allerdings nicht so deutlichen Kranz von Granulis, erkennen (Leichenmaterial in Zenker fixiert) (Abb. 35).

Die Diplosomen der Reticulariszellen erscheinen manchmal rund, manchmal aber stäbchenförmig, wie bei Hylobates, auch Gruppen, die aus drei Körperchen zusammengesetzt sind, sind nicht selten und auch deren Zentrodesmen deutlich. Das Protoplasma enthält besonders durch Molybdänhämatoxylin färbbare äußerst z a r t e g l a t t k o n t u r i e r t e F ä d e n ohne bestimmte Anordnung, über deren Natur ich nicht klar wurde.

Das Bindegewebe in Mark und Rinde ist stärker entwickelt. Pigment fehlt überall. Die Nerven ziehen in ziemlich dicken Stämmen so wie beim Menschen durch die Rinde. Auch das Verhalten im Mark ist dem beim Menschen sehr ähnlich, auch finden sich vereinzelte Ganglienzellen zerstreut innerhalb des Markes. Die Marksubstanz umschließt stellenweise Inseln von abgeschnürtem Rindengewebe. Die Venen werden in der Hilusgegend durch starke Züge glatter Muskelfasern begleitet.

Satyrus orang.

Die Nebenniere eines jungen Orang-Utan zeigt große Aehnlichkeit mit der des Schimpanse und des Menschen. Sowohl die ganze Konfiguration des Organes als auch die von den Autoren beim Menschen so besonders betonte Faltung der Rinde ist deutlich ausgesprochen. Es ist sogar die Aehnlichkeit mit der menschlichen Nebenniere insofern noch größer als beim Schimpansen, da das Organ ebenso in seinen Randteilen flach ausgezogen erscheint, wie wir es als charakteristisch beim Menschen finden. Ganz ebenso wie beim Menschen in den peripheren Teilen die Marksubstanz ganz schmal zusammengedrückt erscheint, so ist sie auch beim Orang (während wir beim Schimpanse eine kompaktere Anordnung des Markes sehen). Die Glomerulosa ist deutlich entwickelt. Die Form der Glomerulosa ist ein wenig von der des Menschen und des Schimpansen verschieden, indem sie dadurch, daß die Zellkomplexe nur wenig von der Richtung der Fasciculosastränge abweichen, den Verhältnissen wie wir sie bei den niederen Affen ziemlich konstant finden, sich nähert (Abb. 14). Die Fasciculosa ist schwach entwickelt, wodurch eine relativ geringere Rindenbreite, die schmäler als beim Schimpansen und beim Menschen ist, bedingt wird. Die Elemente der Reticularis zeigen keine sehr

typische netzförmige Anordnung und sind auch im übrigen kaum von denen der mittleren Schichte verschieden, so daß diese Schicht sich schwer abgrenzen läßt. Von einer Markkapsel konnte ich keine Spur bemerken, die Markelemente zeigten, soweit der Erhaltungszustand des Präparates es zu beurteilen erlaubte, den menschlichen sehr analoge Verhältnisse. Durch die Rinde treten viele gröbere markhaltige Nervenstämmchen. Den feineren Verlauf der Nerven konnte ich nicht erkennen, kleinere Ganglien waren in großer Zahl der Nebennierenkapsel angelagert. Besonders hervorgehoben zu werden verdient der eigentümliche Befund einer im Markgewebe liegenden Ansammlung von Nierenelementen, von der ich nicht entscheiden kann, ob es sich um etwas Konstantes oder um eine zufällige teratologische Verlagerung von Teilen der Nierenanlage handelt. Die Nierenkanälchen ragten spornartig von der Niere zwischen die Blätter der Nebennierenrinde hinein. Es fanden sich zahlreiche etwas unregelmäßig angeordnete, gewundene Harnkanälchen samt großen Glomerulis. Im Innern der Bowmanschen Kapsel fand sich überall massenhaft desquamiertes Epithel, auch das Innere der Kanälchen enthielt bei guter Erhaltung der Epithelien körnige Massen, dicht neben den Nierenkanälchen fanden sich im Bindegewebe des Nebennierenmarkes kleine Ganglienzellenhaufen und marklose Nerven.

Gorilla gina.

Die Nebenniere eines jungen ♂ Gorilla, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist ebenfalls sehr menschenähnlich. Schon makroskopisch der menschlichen durchaus vergleichbar, zeigt sie auch dieselbe Form, wenn sie im allgemeinen auch etwas gedrungener erscheint, und auch denselben Verlauf der Furchen, die identische Anordnung der „zentralen" Rindeninsel. Die Rinde weist den anderen Anthropoiden sehr ähnliche Verhältnisse auf, erschien mir aber im allgemeinen etwas schmäler, besonders die Reticularis ist gut ausgebildet. Von einer Markkapsel war keine Spur zu sehen, die Markzellen sind in größeren unregelmäßigen Ballen angeordnet, markhaltige Nerven reichlich vorhanden. Von Ganglienzellen habe ich nichts bemerkt. Der Erhaltungszustand erlaubte leider kein Eingehen auf zytologische Einzelheiten.

Homo sapiens.

Die Nebenniere des Menschen ist in einwandfreiem Zustand fast niemals zu sehen, wenn nicht Hingerichtete unmittelbar nach dem Tode durchspült werden. Das Material der gewöhnlichen Sektionen ist zumeist nicht mehr frisch genug und so kommt es, daß sich in der Literatur von menschlichen Nebennieren kaum befriedigende Zellabbildungen finden. Verhältnismäßig gut scheint nach seinen Abbildungen das Material von Mulon gewesen zu sein. Immerhin läßt sich natürlich die große Aehnlichkeit der Nebenniere des Menschen mit der der Anthropoiden erkennen, die nicht nur in dem makroskopischen Aufbau, der Flächenentwicklung, sondern auch in geweblichen Verhältnissen sich ausspricht. Ich kann diesbezüglich den Beschreibungen der Handbücher wenig Neues hinzufügen.

Ganz vorzüglich konserviertes Material stand mir dagegen von älteren Foeten vom 3. Lunarmonat an zur Verfügung und auch Material von frisch durchspülten Frühgeburten des 5., 6., 7. Monats und von lebend craniotomierten am Schwangerschaftsende. Einige Nebennieren von Kindern aus den ersten Lebensmonaten und mehrere von meistens infolge von Vitien frisch verstorbenen Erwachsenen, außerdem die Nebenniere eines Hingerichteten in einigen Schnitten konnte ich durchmustern.

Den schon eingehend beschriebenen Verhältnissen der erwachsenen Nebenniere und den Vorgängen bei der Entwicklung derselben, wie sie in den Schilderungen von Wiesel, Kohn und Poll uns vorliegen, kann ich im wesentlichen nur zytologische Details hinzufügen. Während in den ersten drei Monaten der Entwicklung die Nebennierenzelle wenig Einzelheiten zeigt, sehen wir sie im vierten Monat, nachdem sich die Glomerulosa von der Fascicularis bereits deutlich abgrenzen läßt, im Begriffe sich weiter zu differenzieren. Diese Differenzierungsvorgänge spielen sich hauptsächlich in der Fascicularis ab und gehen mit einer erheblichen Größenzunahme der Zellen einher. Dabei wickeln sich Vorgänge ab, die schon andeutungsweise auch von Colson an menschlichem Material gesehen wurden. Man sieht nämlich, und zwar je frischer das Material ist, um so deutlicher, neben dem Kern, der etwas aus dem Zentrum der Zelle verschoben wird, das Diplosom umgeben von einem kleinen Hof und einer größeren Sphäre hervortreten, und, während die Zelle weiter an Volum zunimmt, bemerkt man, wie rings um die Sphäre

sich im Kreise grobe Granula anordnen, die später als Kügelchen erscheinen, die im Innern wieder kleinere Körnchen enthalten. Schließlich finden wir bei Foeten des 5. Monates und noch etwas später einen Zustand, bei dem um das Diplosom, dessen beide Körnchen zuweilen durch eine deutliche Zentrodesmose verbunden sind, in dem durch die Sphäre gegebenen Abstand sämtliche in der Zelle vorhandenen Granula und auch der Kern im Kreise angeordnet sind (vgl. Abb. 31, 57). Man gewinnt durchaus den Eindruck, daß es sich hier um richtende Kräfte handelt, welche im Diplosom ihr Zentrum besitzen. Das ganze Gebilde erinnert an die bekannten Darstellungen der Strahlungen in Leukocyten, wie sie M. Heidenhain gegeben hat, nur mit dem Unterschiede, daß sie womöglich noch prägnanter sind, und sich in jeder Zelle dieser Zone nachweisen lassen, ohne daß wir eigentliche linienartige Strahlungsfäden finden. Betrachten wir ältere Foeten, so finden wir auch bei guter Konservierung den Vorgang nicht mehr so deutlich ausgebildet, was wohl mit der Vermehrung der Granula zusammenhängen mag, und damit, daß die Zellen nunmehr sich wieder verkleinernd ihr Blütestadium überschritten haben. Am prächtigsten aber ist diese Anordnung in den Zellen der Fascicularis im 5. bis 7. Lunarmonat ausgeprägt. Bei älteren Foeten und beim Neugeborenen sind die Verhältnisse ebenfalls zu erkennen, wenn auch die Zellen schon in dieser Zeit eine gewisse Rückbildung einzugehen scheinen, indem schon ihre Größe langsam eine beträchtliche Einbuße erfährt, andererseits auch die Granula sich weiter vermehren, und die Sphäre verdecken. Dabei rückt auch nach und nach der Zellkern mehr in das Zentrum der Zelle, während das Diplosom sich etwas mehr exzentrisch vorfindet. Bei den Nebennieren Erwachsener, es stand mir leider wenig und nicht ganz frisch und gut fixiertes Material zur Verfügung, kann man nur selten die geschilderten Verhältnisse angedeutet sehen (Abb. 52), die Zellelemente sind hier viel kleiner und die Granula dichter und verschiedentlich verändert, vor allem aber fehlt der lichte, granulafreie Hof um das Diplosom und die Sphäre. Es fällt dann schwerer als bei den anderen Anthropoiden überhaupt das Diplosom und die Sphäre in den Zellen der Fasciculosa und Reticularis nachzuweisen, in der Glomerulosa will die es kaum jemals gelingen. Wider Erwarten findet man bei jüngeren und älteren Foeten Mitosen und amitotische Erscheinungen durchaus nicht häufig und es scheint das Wachstum des Organes, wir erinnern uns dabei, daß in dieser Zeit die größte relative Ausbildung

der Rinde vorhanden ist, hauptsächlich auf Zunahme der Zellgröße zu beruhen.

Da man ja allgemein die Granula und Lipoidtröpfchen der Rindenzellen als ein Sekret derselben auffaßt, sehen wir hier das Sekret in einer topographischen Abhängigkeit vom Zentrosom der Zelle auftreten und zwar in einer so charakteristischen Weise, wie es mir in sezernierenden Zellen, wenigstens bei Wirbeltieren, bisher nicht bekannt gewesen zu sein scheint. Mein embryologisches Material erlaubte mir nicht zu entscheiden, ob auch bei anderen Tieren diese so deutlichen Vorgänge derart nachzuweisen sind und nur bei einem Foetus von Tatus novemcinctus habe ich ähnliches angedeutet gefunden, auch weniger deutlich beim 40 mm langen Caviafoetus.

Vorzüglich erhaltene Nebennieren des Menschen im Beginne des 5. Monats zeigen eine deutliche Glomerulosaschichte, deren Elemente sehr klein sind und dunkles Protoplasma von fädiger Struktur und ohne Granulaeinschlüsse enthalten. Diese Schichte enthält ausschließlich die in der Rinde vorkommenden Mitosen, während die deutliche Fascicularis, die aus viel voluminöseren Zellen besteht, sowie die Reticularis niemals Mitosen zeigen. In der Fasciculosa beginnt, in der Reticularis entwickelt sich noch weiter der eigentümliche Entstehungsprozeß von Sekretkörnern, die man ihrer eigentümlichen Beschaffenheit nach nicht als Granula, sondern eher als Schollen bezeichnen darf. Sie färben sich mit Beizhämatoxylinen, zeigen unregelmäßige Kugel- bis Stäbchenform und entsprechen nicht irgendwelchen mitochondrialen Elementen, da sie viel größer sind als die unter diesem Namen zusammengefaßten Gebilde. Bei Fixierungen in sauren Lösungen erscheinen sie als Hohlkügelchen, die im Innern ein Körnchen enthalten. Auch die üblichen schwach sauren oder neutralen Fixationsmittel, wie Kulls oder Kopsch' Flüssigkeit, zeigen sie nicht in Form von Mitochondrialgebilden, man sieht aber solche zwischen ihnen liegen.

Hohlräume mit Inhalt zeigen sich schon in der fötalen Rinde nicht selten, so wie sie beim Erwachsenen von Beckman geschildert worden sind, und es ist an ihrem tatsächlichen Vorkommen nicht mehr zu zweifeln. Einzelne der großen Rindenzellen entwickeln sich schon im 3. Lunarmonat zu wahren „Monster"-Zellen, bei denen das Protoplasma nicht allein vergrößert ist, sondern entsprechend auch der Kern ganz enorme Dimensionen zeigt (Abb. 74).

Delamare dürfte sie schon gesehen haben. Der ganze Bau dieser Kerne, die Chromatinbalken, von denen ein kaum entwirrbares Netzwerk feinster Fäserchen abgeht, die Vermehrung der Nucleolarsubstanz und die atypische Abschnürung kleiner Kernanteile innerhalb der Zelle erinnern auffallend an die „Monster"-Zellen im Trophoblast der Nager und Insektivoren, die mehrfach eingehend beschrieben worden sind. Vom 5. Monat angefangen, dürften diese Elemente wieder verschwinden, entweder durch Aufteilung in kleinere oder wahrscheinlicher durch Degeneration, denn es fehlt später jede Spur von ihnen.

Auf Grund von Untersuchungen an Nebennieren von Foeten und Neugeborenen kommt Landau zum Schluß, daß die Nebenniere des Menschen ähnlich wie das Gehirn eine besonders hohe Entwicklung der Rinde zeige, die sich durch das Auftreten von Faltungen in der Rinde und durch das Einwachsen von Rindenpartien an der Eintrittsstelle der Markvene („zentrale Rinde") ausdrückt. Es wäre dadurch trotz der sogenannten postfötalen Degeneration der inneren Rindenschichten des Menschen, die Gegenstand der Untersuchungen von Thomas und von Kern gebildet hat, eine besonders hohe Ausbildung der Rinde gegeben und die Möglichkeit eines ausgebreiteteren Kontaktes zwischen Rinde und Marksubstanz. Landau hat bei den Affen etwas derartiges nicht auffinden können. Es scheint tatsächlich unter den Affen eine der menschlichen ganz analoge Erscheinung nur bei den Anthropoiden auffindbar zu sein. Beim Schimpanse wenigstens war es mir sowohl am jungen wie am erwachsenen Tier möglich, ausgesprochene Faltungserscheinungen und zentrale Markverlagerungen nachzuweisen, noch deutlicher bei den anderen Anthropoiden. Ob es sich freilich dabei um etwas prinzipiell anderes handelt als einen höheren Grad jener wohl auch mit dem Hineinwachsen der Venen zustandekommenden Rindenverlagerungen ins Mark, die wir auch bei anderen Tieren beobachten (Rhinozeros, Hippopotamus, Elephas), muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Die Entwicklung der Markelemente fand ich ganz den Schilderungen von Wiesel, Kohn und Poll entsprechend. Allerdings gelang es mir an meinem Material nicht so frühzeitig unter den Sympathicogonien chromaffine Zellen zu unterscheiden, wie von vielen Seiten erwähnt wird.

Die Elemente des Markes werden vom 3. Monat an von kleinen Paketen von anfänglich sehr hellen Zellen ohne besondere Differen-

zierung des Plasmas repräsentiert, die zwischen den Strängen der Reticulariszellen gelegen, immer im Zusammenhange der marklosen Nervenfaserzüge stehen, offenbar die „Sympathicogonien" der Autoren. Letztere scheinen bei bester Erhaltung und Färbung dem Bilde zu entsprechen, das Held von Leitzellen der jungen Nervenbahnen gegeben hat, indem Bündelchen feinster Achsenzylinder im Inneren eines kaum strukturierten Plasmas zu liegen scheinen, dessen Kerne an dünneren Bündeln nur außen an der Peripherie, an dickeren Ansammlungen auch innerhalb der Nervenmasse sich nachweisen lassen. Andere Zellelemente fehlen hier noch.

Unter den Elementen des Markes finden sich beim Foetus und auch beim Erwachsenen besonders große Zellen mit länglichen riesigen Kernen recht häufig, während es schwer ist Mitosen und Amitosen zu finden.

Eine wirklich einwandfreie Fixierung der Markzellen des Menschen konnte ich leider mangels entsprechender Frische des Materials bei Erwachsenen nicht erreichen, und bei Neugeborenen sind tatsächlich, wie ich in Uebereinstimmung mit Thomas, Kern und Landau fand, keine eigentlichen Markzellen, sondern nur in Umwandlung begriffene Sympathicogonien zu finden. Beim Erwachsenen konnte ich wohl in den Markzellen noch das Diplosom färben, aber Sphäre und Netzapparat traten nicht hervor.

IV. Sekretorische Erscheinungen in Rinde und Mark.

Seitdem man die Nebennierenrinde als eine Drüse auffaßt, hat man sich bemüht, die Protoplasmastrukturen der Rindenzellen im Sinne einer Sekretion zu deuten und es haben die Autoren die verschiedenen körnigen Einschlüsse, insbesonders die lipoiden Granula im Sinne von Sekretprodukten der Zelle angesprochen. Diese lange Zeit ziemlich allgemein anerkannte Anschauung ist durch die neueren Arbeiten besonders der Aschoffschen Schule insofern in Frage gestellt worden, als man nach diesem mit einer Ablagerung von Fett und Lipoiden, also einer Infiltration der Zellen, somit einem Transport von außen her zu rechnen hat und nicht wie man ursprünglich annahm, mit einem echten Sekrete. Vielleicht haben deshalb die früher im Vordergrund des Interesses gestandenen Streitfragen, wie die Entstehung der Körnchen in den Zellen zu erklären sei, in gewisser Hinsicht an Interesse abgenommen, doch muß es vorläufig unent-

schieden bleiben, ob auch das erste Auftreten dieser Körnchen (beim Foetus) als Ablagerung oder in anderer Weise zu deuten ist. Bezüglich der Entstehung dieser Bildungen können, trotz der vielen diesbezüglichen Angaben einer großen Anzahl von Autoren zwei Hauptanschauungen hervorgehoben werden: die eine, die etwa eine granuläre Fettbildung im Sinne von Altmann, Arrold und Heidenhain in der Weise voraussetzt, daß sich immer um ein ursprünglich vorhandenes Körnchen die Substanzen kugelschalenartig anlagern und die zweite von den Vertretern der Mitochondrienlehre befürwortete, daß sich vorhandene Granula (Mitochondrien) direkt in die Sekretkörner, resp. Fettkörner umwandeln. Zahlreiche Beobachtungen an verschiedenen vorzüglich fixierten Präparaten von Cavia, Lepus, Mus, Vesperugo, Erinaceus usw., scheinen mir im Sinne der erstgenannten Anschauung zu sprechen, indem neben den Sekretkörnchen oder Tröpfchen immer Granula in den Zwischenräumen des Protoplasmas zu liegen scheinen. Dagegen wollte es mir nie hier noch auch in anderen Organen gelingen, eine direkte Umwandlung von Mitochondrien in Sekretgranula zu beobachten. Ob die Ablagerung größerer Fettröpfchen durch Zusammenfließen kleinerer zustande kommt, ist schwer zu entscheiden, doch höchstwahrscheinlich und würde sich der Vorgang dann ähnlich abspielen wie im sog. braunen Fett mancher Tiere. Irgendwelche geformte Substanzen, oder auch nur Andeutungen von solchen habe ich niemals aus Rindenzellen austreten gesehen. Alle Granula der äußeren Markschichten scheinen mit Formen der Mitochondrialsubstanz identisch zu sein, da sie nur mit Methoden unverändert erhalten bleiben, welche letztere zu erhalten erfahrungsgemäß geeignet sind. Es kann demnach, wenn überhaupt von einer Sekretion die Rede sein soll sich nur um Abgabe gelöster Stoffe handeln. Irgendwelche Sekretkanäle konnte ich fast niemals bemerken. Trotz der zahlreichen untersuchten Objekte habe ich niemals Bilder gesehen, welche mit Sicherheit die Frage entscheiden ließen, ob ein Sekret von den Elementen der Rinde abgegeben wird und ob wir die Blutgefäße oder die Lymphräume als Ausfuhrwege desselben zu betrachten hätten. Die von manchen Autoren erwähnten Körnchen im Gefäßlumen finden sich auch in anderen Organen. Ob die von einigen Autoren als Lymphräume gedeuteten, oder als Sekretkanälchen aufgefaßten Spalträume zwischen den Zellen der Rinde, auch ohne daß Schrumpfung stattgefunden hat, überhaupt exi-

stieren, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. An ganz ungeschrumpften Objekten habe ich alles Derartige vermißt (vgl. Abb. 22, 28).

Wenn man annimmt, daß es sich um Lymphräume handelt, so ist vorauszusetzen, daß diese Räume von innen nach außen zu sich erweitern müßten, da ja die Lymphgefäße nach außen zu von der Rinde abgehen. Außerdem müßten derartige Lymphräume bei Durchspülungen unter etwas erhöhtem Druck besonders deutlich hervortreten — wie man dies in anderen Organen bei Lymphräumen stets beobachten kann. Aber gerade in gut durchspülten Nebennieren schließen die Zellen so dicht aneinander, daß die minimalen Zwischenräume nur offenbar von der Stützsubstanz eingenommen sein können. Es ist daher das Kapillarsystem, das vielleicht vorübergehend mit Hohlräumen in den Rindenzylindern kommuniziert, mit großer Wahrscheinlichkeit als Ausfuhrweg eines gelösten Sekretionsproduktes anzusehen. Das gilt gleichfalls von den Markelementen. Es sei erwähnt, daß die Endothelien mancher Blutgefäße so außerordentlich zart sind, so daß stellenweise, da die stärksten Vergrößerungen bei bester Erhaltung sie mit Sicherheit nicht mehr nachweisen lassen, die Möglichkeit eines vollständigen Fehlens derselben angenommen werden kann. Ebenso sicher ist es dagegen, daß die größeren venösen Hohlräume, insbesondere des Markes von einem kontinuierlichen Endothelbelage ausgekleidet sind, der bei entsprechender Fixation nie fehlt. Bei Cavia und anderen Säugern konnte ich Ballen von Markelementen, noch häufiger von ins Mark hinein verlagerten Rindenelementen mit größter Deutlichkeit beobachten, die bruchsackartig bis über die Mitte des Lumens eines weiten, venösen Hohlraumes hineinreichten, aber überall deutlichst von Endothel überzogen waren. An nicht frischen Objekten sieht man allerdings häufig in typischer Weise die Endothelzellen ins Lumen abgestoßen und damit erledigen sich die Angaben früherer Autoren über holokrine Zerfallsvorgänge gröberer Art.

Die Abscheidung der chromaffinen Substanz ist von einigen Autoren näher geschildert worden, indem die einen nur feinste, die andern (Plecnik, Scheel usw.) daneben gröbere Granula in den Markzellen nachwiesen, und von Stoerk und Haberer sowie von Dewitzky auch ein Austreten eines durch Chromverbindungen braun gefärbten amorphen Produktes zwischen die Zellen, also in Lymphräume und Blutgefäße des Markes hinein, beschrieben wurde, wie es auch schon die älteren Autoren in Gefäßen gefunden

hatten. Gegen die Deutung der Befunde von Stoerk und Haberer, deren schöne Abbildungen inzwischen auch in die Lehrbücher Aufnahme gefunden haben, hat sich schon Borberg gewendet und nach meinen Erfahrungen muß ich in vielem seiner Meinung beistimmen. Auch ich fand an in größeren Stücken oder in Scheiben konservierten Nebennieren des Pferdes, Rindes, Schafes und Schweines ganz ähnliche Bilder wie Stoerk und Haberer, auch gelang es mir gelegentlich nach Bichromatformol-Fixierung die Färbung dieser Produkte mit Kresylechtviolett nach Dewitzky zu erhalten. Es war aber das Bild der Zellen und der daneben gelegenen amorphen Massen durchaus nicht so eindeutig, daß allerlei Kunstprodukte, durch postmortale Veränderungen der Zellen, Schädigung des Gewebes beim Zerschneiden, nachträgliche Imbibition von Fällungsprodukten aus Lymphe und Blut auszuschließen gewesen wären. Wie Borberg vermißte ich eine klare Beziehung der Substanz zu den Blutkörperchen in den Kapillaren. Die Durchspülungsmethode, die, wie ich glaube, die beste Methode ist, um die so labilen Markzellen zytologisch gut zu fixieren, ist natürlich ganz ungeeignet diese Frage zu entscheiden, denn durch sie würde ja gerade ein in den Bluträumen befindliches Sekret beseitigt werden müssen. Es gibt aber, wenn man so viele Objekte untersucht, immer Grenzfälle, in denen durch allerlei Zufälle eine Nebenniere nur teilweise durchspült wurde, und da dabei auch noch bluthaltige Kapillaren und die ihnen anliegenden Zellen von der doch daneben teilweise sofort eingedrungenen Chromlösung fixiert werden, müßte sich unbedingt dann wenigstens irgend einmal stellenweise die Ausscheidung dieser amorphen Massen zeigen. Es ist mir aber in keinem einzigen Falle bei den verschiedensten Tieren bei teilweiser Durchspülung gelungen, mit den Bildern von Stoerk und Haberer übereinstimmende Präparate zu sehen. Dabei werden die Markzellen bei der Durchspülung mit Bichromatformolgemischen, auch wenn diese Essigsäure und Sublimat enthalten, wie in den häufigst von mir angewendeten Flüssigkeiten ganz ausgezeichnet erhalten und intensiv braun gefärbt, so daß noch 5 μ dicke Schnitte die Braunfärbung der Marksubstanz mikroskopisch und makroskopisch deutlich erkennen ließen. Das Protoplasma dieser Zellen zeigt eine feinste Granulierung, die einzelnen Granula gut erhaltener Zellen liegen an der Grenze der optischen Auflösbarkeit, ein Verquellen oder Zerfließen von Granulis an der Peripherie konnte ich nicht beobachten.

Immer dagegen erhält man die Bilder von Stoerk und Haberer sehr deutlich, wenn man die ganze Nebenniere kleiner Kaninchen frisch fixiert (Bichromat-Formol). Dabei zeigt sich aber dann, daß der Inhalt der Gefäße stellenweise sehr dunkelbraun gefärbt ist, während die Zellen selbst viel weniger braun erscheinen, als an Objekten, wo durch die Durchspülung oder durch eine Querschnittsfläche raschere Fixierung unter der direkten Einwirkung des chromhaltigen Reagens zustandekommt. Dort wo die Masse in den Gefäßen am stärksten gefärbt ist, vermißt man die Blutkörperchen. Es muß daher die Frage offen gelassen werden, ob die Sekretionsbilder Stoerks nicht auf einer postmortalen Wechselwirkung zwischen der Substanz des Blutes und den innerhalb des fixierten Stückes durch Sauerstoffmangel absterbenden Zellen zustandekommt, und dabei unter gleichzeitiger Einbuße von Färbungsintensität der Zellen das Bild kolloidaler Massen sezernierter Substanz in den Gefäßen entsteht. Dort, wo gelegentlich Komplexe verlagerter Markzellen ganz oberflächlich in der Rinde sich finden, ist gleichzeitig offenbar durch raschere und bessere Fixation dieses Bild nicht ausgebildet. Die Tatsache, daß sich bei Fixierung in toto auch die Bündel glatter Muskulatur und Nerven, die sich im Marke finden, intensiv braun färben, sprechen für einen derartigen nicht physiologischen Imbibitionsvorgang.

Von einigen Autoren wurde hervorgehoben, daß in den chromaffinen Zellen auch die Kerne die charakteristische Farbreaktion aufweisen, was man hauptsächlich an in toto chromierten Nebennieren des Kaninchens und Hundes beobachten kann. Wie ich am Nebennierenmark und besonders ausgezeichnet fixierten Zellen des Paraganglion aorticum junger Katzen beobachten konnte, kommt eine solche Braunfärbung des Kernes, die man in ganz dünnen ungefärbten Schnitten beobachten muß, nur bei einzelnen Zellexemplaren vor, bei den anderen wird sie durch die Ueberlagerung des Kernes mit intensiv gefärbtem Protoplasma vorgetäuscht. Es finden sich in den Paraganglien allerdings hie und da kleine Elemente, vielleicht lymphoider Natur, bei denen die Kerne eine besondere starke Braunfärbung zeigen.

In seiner sehr eingehenden und sorgfältigen Untersuchung über die Nebenniere der Fledermäuse und deren Entwicklung spricht Colson von zweierlei Arten von Markzellen, sogenannten eigentlichen Markzellen und chromaffinen Zellen. Es ist die Technik, welche

dieser Autor für seine Untersuchungen anwandte, zwar eine sehr sorgfältige und für die außerordentlich kleinen Objekte, mit denen er es ausschließlich zu tun hatte, recht geeignete. Trotzdem scheint sie zu gewissen Unsicherheiten und Irrtümern Anlaß geben zu können, indem, wie ich selbst mich überzeugen konnte, auch bei so kleinen Nebennieren, wie die der Fledermäuse, eine ganz gleichmäßige Durchfixierung nicht stattfindet und alle möglichen Grade von Fixation infolge ungleichen Eindringens der einzelnen Bestandteile der von diesem Autor angewandten Flüssigkeiten (vorwiegend Herrmannsche und Flemmingsche Lösung) bedingt werden können. Inzwischen hat Borberg gezeigt, daß es für eine sehr gute Fixation der Markzellen hauptsächlich auf einen starken Chromgehalt der Lösung ankommt und daß in den erwähnten Flüssigkeiten für die Nebenniere durchaus nicht einwandfreie Fixantien gesehen werden dürfen. So dürften die Differenzen des Aussehens der einzelnen Markzellen in den Präparaten von Colson zu erklären sein, da ja seine Methodik ihm auch den Gedanken einer engen Verwandtschaft der Rinden- und Markzellen erweckte, eine Auffassung, die auf Grund gut chromierter Präparate von den meisten Autoren längst aufgegeben wurde. Ich bemerke ausdrücklich, daß in den zahlreichen Nebennieren der verschiedensten Tiere, die ich untersuchte, bei entsprechender Chromierung niemals sich etwas zeigte, was den Gedanken an eine Abstammung der Rindenelemente von den Markelementen hätte aufkommen lassen, und daß der Unterschied in der Konstitution beider Gewebe natürlich um so deutlicher hervortrat, je unmittelbarer, ganz wie es Borberg betont, die Chromverbindung auf die Elemente einzuwirken Gelegenheit hatte. Gleichwohl finden sich auch an gut durchspülten Tieren manchmal verschiedene Arten von Markelementen und diese unterscheiden sich durch das Aussehen des Protoplasmas und dessen Färbbarkeit. In zahlreichen anderen Fällen aber vermißt man eine derartige Differenz vollkommen und es erscheinen dann höchstens ganz geringe Unterschiede im Plasma der Zellen. Zahlreiche Beobachtungen haben mir gezeigt, daß bei einzelnen Tieren diese Unterschiede besonders dadurch zustandekommen, daß die Fixierungsflüssigkeit, selbst wenn man dünne Scheiben des überlebend entnommenen Organes fixiert, hauptsächlich längs der Venen rascher vorwärtsdringt als in den anderen Stellen des Präparates und eine deutlichere Hervorhebung des chromaffinen Charakters der Zellen, welche in

der nächsten Nähe der Venen gelegen sind, davon die Folge ist (was auch einige Autoren schon erwähnen). Auch bei der Chromierung durch Durchspülung läßt sich dieser Umstand nicht vollkommen vermeiden, da offenbar von den erweiterten und mit Fixierungsflüssigkeit gefüllten Venen auf die Umgebung eine intensivere fixierende Wirkung ausgeübt wird, als in den übrigen Gewebspartien, wo die Chromverbindung rasch gebunden wird.

Aber nicht immer lassen sich die Unterschiede, die wir im Aussehen, in der Färbbarkeit und in der Chromierbarkeit finden, nur durch derartige Zufälle erklären und wir müssen annehmen, daß es sich in diesen Fällen tatsächlich um zwei verschiedene Zellgattungen handelt, wie ich das bei einer Anzahl von Tieren, speziell beim Kaninchen, schon hervorgehoben habe. Ob es sich um verschiedene Zustände einer sekretorischen Tätigkeit handelt, was an die Verhältnisse der Drüsen mit äußerer Sekretion erinnern würde, oder um 2 funktionell verschiedene Zellarten, kann ich vorläufig nicht entscheiden und möchte nur betonen, daß diese Tatsache außer von Colson im allgemeinen von den Autoren fast gar nicht berücksichtigt worden ist. Sehr auffällig sind zweierlei Markzellenarten beim Hippopotamus.

Beim Pferd sind zwei Markzellarten ziemlich konstant zu unterscheiden, von denen die eine hauptsächlich an den peripheren Partien des Markes gelegen ist, während die andere die zentralen Partien bildet. Nur in letzterer Art, die nicht zylinderzellenförmig sondern mehr rundlich gestaltet ist, finden sich vereinzelte größere Fetttropfen. Nach der Braunfärbung, die alle in verschiedenem Grade zeigen, kann man annehmen, daß alle phäochrome Substanz bilden. Anders ist es beim Kaninchen, wo auch immer neben gefärbten, nichtbraune Zellen in Strängen und Paketen angeordnet sind. Auch bei Behandlung mit den Silbermethoden zeigt sich manchmal ein deutlicher Unterschied der verschiedenen Zellarten im Mark; während die eigentlich phäochromen Zellen sich dunkelbraun färben und die Rindenelemente gelblich, bleiben die der zweiten Art von Markzellen angehörigen Elemente fast ganz ungefärbt. Vorläufig sind wir außerstande zu entscheiden, ob es sich um zwei wirklich differente Zellarten handelt oder bloß darum, daß verschiedene Funktionsstadien derselben Zellgattung zur Anschauung kommen. Letzteres erscheint wahrscheinlicher, da bei anderen Tieren wie Cavia, Talpa, Erinaceus in zahlreichen Fällen bei günstigster Chromierung jede Andeutung zweier Zellarten vermißt wurde.

Versetzen wir uns auf den Standpunkt, der durch die Arbeiten Kohns klargelegt wurde, so müssen wir, falls es sich um eine Identität der Nebennierenmarkzellen mit den übrigen, im Gebiet des Sympathicus befindlichen Paraganglien handelt, voraussetzen, daß auch hier in gleicher Weise sich die Abscheidung des Sekrets aus den chromaffinen Zellen in die Blut- oder Lymphbahn beobachten lassen müsse. Bezüglich der Fixation bieten die flach ausgebreiteten sympathischen Ganglien mit ihren phäochromen Einschlüssen weit günstigere Verhältnisse, als das Nebennierenmark selbst kleiner und junger Tiere. Trotzdem liegen kaum Angaben über Sekretion in diesen Elementen vor, die die Ausstoßung von Körnchen oder amorpher Massen bestätigen würden, wie Dewitzky hervorhebt. Auch Scheel hat keine groben Körnchen gefunden wie im Mark, vielleicht weil eben wegen besserer Fixation diese Kunstprodukte sich nicht bilden. Eigene Untersuchungen, welche teils mittels Durchspülung mit Kalium-Bichromat-Formol nach gründlicher Auswaschung der Gefäße mit Ringerlösung, teils durch Fixation der Paraganglien durch Injektion derselben Lösung oder von Altmannscher Flüssigkeit in die Peritonealhöhle und interstitielle Injektion ins Gewebe in der Nähe der Ganglien, was diesen Vorgang besonders deutlich hätte zum Ausdruck bringen müssen, ergab bei Cavia Hund und Katze kein im positiven Sinne zu deutendes Resultat. Ich muß mich daher vorläufig auf den Standpunkt stellen, daß der Beweis einer Abscheidung geformten Sekretes hier noch zu erbringen wäre. Bezüglich der Hypothese von Kohn, daß die Marksubstanz der Nebenniere und die der übrigen Paraganglien wesens- und funktionsgleich sei, ist zu bemerken, daß in dem anatomischen Aufbau der beiden doch gewisse Unterschiede zu berücksichtigen sind. So finden sich in den Paraganglien, etwa im Paraganglion aorticum der Katze, fast ausschließlich Kapillaren vor, welche wie andere Kapillaren im Körper eine verhältnismäßig stärkere Wandung zeigen als die Gefäße der Nebennierenmarksubstanz und vollends sieht man die eigentümliche Anordnung um die Markgefäße und das Verhältnis zu den so zart begrenzten Venen im Gewebe der Paraganglien nicht wiederholt. Wir müssen in dieser Hinsicht aber uns vor Augen halten, daß die Adrenalinproduktion durchaus nicht die Funktion des Markes erschöpfen dürfte und gewiß noch andere wichtige Funktionen vorhanden sind, die möglicherweise wie das morphologische Bild variieren können.

V. Nerven, Netzapparat und Sphäre.

Ueber die Nerven der Nebenniere liegen außer den älteren Angaben die Arbeiten von Fusari und Dogiel vor, welche beide die besten Resultate mit der Chromsilberimprägnationsmethode erhielten. Während Fusari nur von freien Endigungen der Nerven an den Zellelementen spricht, beschreibt Dogiel ein Endnetz speziell im Mark, das die einzelnen Zellen in seine Maschen einfaßt. Aus der neueren Zeit liegt nur eine Arbeit von Renner vor, der sich speziell mit den Ganglien des Markes befaßt hat, über die Endigungsweise der Nerven im Parenchym aber nichts wesentlich sicheres Neues vorgebracht hat. Seine vorzüglichen Abbildungen der Ganglienzellen und von Teilen ihrer Ausläufer sind auf Grund von Bielschofskipräparaten hergestellt.

Dogiel, der 1894 die Frage sehr eingehend beim Meerschweinchen, Hund, Katze und Ratte bearbeitete, fand durch die Rinde ohne Abgabe von irgendwelchen Endigungen durchziehende, der Außenseite der Zellgruppen anliegende, nie zwischen die einzelnen Zellen eindringende, marklose Fasern. In der Marksubstanz findet er die Nervenfasern sich immer mehr aufsplittern, und schließlich in einem sehr feinen, zwischen den Zellen gelegenen Endnetz, dessen Fäserchen reichliche Varikositäten tragen, endigen. Es ist von ihm nicht deutlich ausgesprochen, ob es sich seiner Meinung nach um ein Netzwerk, aus tatsächlich anastomosierenden Elementen handelt oder bloß um engste Verflechtung feinster Endausläufer. Seine Abbildungen lassen allerdings ganz deutlich ein echtes Endnetz erkennen, wie es damals als Typus von Nervenendigungen von vielen Autoren in verschiedenen Organen vermutet wurde. „Die Nervenendigung in der Marksubstanz der Nebennieren ist sehr ähnlich derjenigen in der Tränendrüse und aller Wahrscheinlichkeit nach in anderen serösen und Schleimdrüsen. Wie in diesen, so auch in jenen, umflechten die Nerven nicht nur jede einzelne Gruppe der Drüsenzellen, sondern sie dringen auch zwischen die Zellen ein, wobei sie ein Nervennetz bilden, in dessen Maschen die einzelnen Zellen der betreffenden Gruppe eingeschlossen sind. Auf diese Weise stehen die Zellen und Nerven der Marksubstanz in sehr naher Beziehung zueinander."

Ganz vorzügliche Resultate gab zur Darstellung der Nerven in der Nebenniere speziell beim Meerschweinchen, aber auch bei den

anderen untersuchten Säugern die Methode von Ramon y Cajal mit Vorfixation in ammoniakalischem Alkohol. Wohl läßt die Fixation der Rinden und Markzellen bei dieser Methodik manches zu wünschen übrig, da eine Schrumpfung der Zellelemente unvermeidlich ist, aber es läßt sich dieser Uebelstand dadurch sehr einschränken, daß man in der von mir an anderem Orte geschilderten Weise die Fixation mit dem ammoniakalischen Alkohol vermittelst Durchspülung von den Gefäßen aus vornimmt, was auch den Vorteil hat, daß man die Gefäße der Nebenniere erweitert und blutfrei verfolgen kann und die Reaktion dann besonders klar ausfällt. Man sieht in solchen Präparaten (Durchspülung, Einlegen des Organs in 50 cm 95% Alkohol + 5 Trpf. Ammoniak auf 24 h, Erneuern des Alkohols für weitere 24 Stunden, rasches Auswaschen, Aufenthalt in 1% $AgNO_3$ bei 32° 8 Tage, Reduktion) in 10 bis 20 μ dicken Schnitten die Nerven außerordentlich scharf und klar hervortretend zwischen den Gruppen von Markzellen gelegen. Die fast ausschließlich marklosen Achsenzylinder zeigen einen sehr merkwürdigen Verlauf, indem sie zwischen den Gewebselementen mit den abenteuerlichsten Schlingenbildungen sich hinziehen, vielfach mit scharfem Umbiegen wieder in die Richtung aus der sie kamen zurückkehren. An den gröberen Achsenzylindern beobachtet man häufig Verästelungen, deren Teiläste sich verfolgen lassen, ohne daß es jemals, ich habe Hunderte von zweifelhaften Stellen, mit den besten optischen Mitteln verfolgt, gelingen würde, eine wirkliche Endigung eines Nerven in der Art, wie sie aus echten Drüsen mit äußerer Sekretion bekannt sind, zu sehen. Man verliert entweder die feinsten Aestchen aus den Augen, weil sie aus dem Schnitt heraustreten, oder aber man kann eine Wiedervereinigung zweier zarter Verästelungen zu einem stärkeren Zuge wieder erkennen, der natürlich nur durch einen glücklichen Zufall auf einige Strecke weit noch im Schnitt verfolgt werden kann. In keiner meiner zahlreichen Schnittserien ist es mir dabei jemals gelungen, eine Imprägnation der in der Marksubstanz gelegenen Zellkörper der Ganglienzellen oder deren Fortsätze zu bekommen, wenn die feinen marklosen Fasern gerade am besten dargestellt waren. Auch dann nicht, wenn dicht neben diesen Elementen, die sich ja durch Form, Kerngröße und Anordnung stets leicht auffinden lassen, die Nervenfasern scharf und klar und offenbar in vollständiger Weise dargestellt erschienen (vgl. Abb. 68, 69, 70, 72, 73). Da es mit anderen Methoden aber bekanntlich gelingt, mit den übrigen

Nervenfasern auch die Zellkörper und Achsenzylinder dieser Elemente darzustellen, wie es Renner mit Bielschowskis Färbung erzielte, so ist wohl die Annahme gestattet, daß eine spezifisch morphologische, natürlich wohl auch chemische Differenz zwischen den Fasern, die von Zellen in der Nebenniere und solchen, die von Zellen außerhalb der Nebenniere kommen, besteht, die dazu führt, daß nur die letzteren dargestellt werden.

[Die Beobachtung, daß durch bestimmte Methoden in einzelnen Organen eine einzelne Gruppe von Nervenfasern sehr vollständig, eine andere, die offenbar eine verschiedene morphologisch-physiologische Dignität besitzt, gleichzeitig aber gar nicht dargestellt wird, läßt sich, wie ich hier erwähnen will, häufig auch an anderen Organen machen und ist nicht ganz neu, und aus Mitteilungen verschiedener Autoren, wie Apáthy, Retzius, wenn auch nur selten ausdrücklich hervorgehoben, zu entnehmen. Daß im Nervensystem Wirbelloser durch die vitale Methylenblaufärbung, wie Apáthy schon hervorhob, symmetrisch auf beiden Seiten nur ganz bestimmte etwa nur sensible oder bloß motorische Elemente hervorgehoben werden, während die andere Gruppe von Elementen sich selten oder gar nie isoliert darstellen läßt, kann man sehr häufig bei Würmern und Arthropoden beobachten. Auch die Silberreduktionsmethoden beispielsweise imprägnieren mit Vorliebe eine Gruppe von Nerven in einem Organe, wenn zwei Arten von Nerven vorhanden sind.

So werden häufig durch sie in der Membrana olfactoria keine einzige Olfactoriusfaser, dafür aber alle Trigeminusfasern dargestellt, in Speicheldrüsen fehlen alle sekretorischen Fasern, die zu den Drüsenepithelien ziehen, während die sympathischen Nerven, welche die Blutgefäße versorgen, vollständig dargestellt erscheinen. In Froschmuskeln lassen sich unter Umständen elektiv durch Methylenblau alle Endorgane der Muskelspindeln mit ihren Nerven darstellen, ohne daß dabei eine motorische Endplatte sich färben würde, und dergleichen mehr.]

Beim Menschen gelingt es unschwer, auch mit der Cajalschen Silberreduktionsmethode die Ganglienzellen und ihre Ausläufer darzustellen, jene feinsten marklosen Verästelungen aber bleiben dann zumeist ungefärbt, nur an der Oberfläche der Zellen finden sich ösenförmige sogenannte „Endknöpfe".

Wir finden somit in der Nebenniere eine Summe von Nervenfasern, die von außen durch die Rinde in Bündeln eintreten, zum geringsten Teil, in der Reticularis der Rinde, hauptsächlich aber in der Marksubstanz sich außerordentlich fein aufsplittern, ohne daß man ein Endigen dieser Fasern innerhalb der Marksubstanz konstatieren könnte. Man kann dagegen eine Wiedervereinigung getrennter feinster Nervenästchen auch unter Anwendung der besten derzeitigen

optischen Hilfsmittel nachweisen (Abb. 69). Man darf daher annehmen, daß diese Nervenfasern nicht in der Marksubstanz endigen, sondern wieder durch andere Nervenstämmchen der Rinde austreten, also im ganzen nur unter außerordentlicher Oberflächenvergrößerung durch die Nebenniere hindurchziehen. Wir hätten damit einen bisher noch nicht bekannten Fall einer Beziehung von Nerven zu einem Organ. Ein Umspinnen in dem Sinne, wie es Valentin irrtümlich für viele Nerven annehmen wollte, nicht aber ein „Terminalnetz" im Sinne der älteren Autoren, da es ja anzunehmen ist, daß die vereinigt wieder austretenden Nerven im großen Gebiete des sympathischen Systems irgendwo erst endigen. Das schließt natürlich durchaus nicht aus, daß außer diesen Fasern auch noch solche vorhanden sind, die, wie etwa die Achsenzylinder der in der Marksubstanz gelegenen Ganglienzellen mit echten Endigungen zwischen oder an Elementen der Nebenniere endigen und andere, die von außen herkommen „präganglionär" an diesen Ganglienzellen endigen (Abb. 72, 73). Die Annahme solcher vielleicht echter effektorischer Nerven ist ja physiologisch durch die Angaben von Asher und Tschebok-saroff gestützt. Mir ist es nicht geglückt sie morphologisch nachzuweisen. Für sekretorische Nerven wird übereinstimmend bisher in allen Organen angenommen, daß sie an oder zwischen den Zellen mit besonderen Endanschwellungen endigen. Die eigentümliche Stellung, welche die Nebenniere zum Sympathicus, speziell schon rücksichtlich ihrer Entwicklung einnimmt, erlaubt es aber daran zu denken, daß vielleicht eine andere Art der Anschaltung der Nebennierenmarksubstanz an das sympathische Nervensystem durch die zahlreichen die Marksubstanz durchspinnenden Fasern vermittelt wird. Die physiologische Forschung und die Pharmakologie haben uns die Tatsache kennen gelernt, daß bestimmte Stoffe wie etwa das Tetanustoxin auf dem Wege der Nerven fortgeleitet werden können, und so könnte man daran denken, daß irgendwelche vom Mark produzierte Stoffe auf dem Wege der Nervenfasern aus dem Nebennierenmark ausgeführt werden könnten. Es würde sich also um eine Art von innerer Sekretion in die Nervenbahn hinein handeln. Ob gerade das Adrenalin, dessen Fortleitbarkeit im Nervenstamm von Lichtwitz nachgewiesen wurde und dessen Beziehungen zur Funktion sympathischer Nerven bekannt sind, hier in Frage kommt oder auch eine andere Substanz, muß einstweilen fraglich bleiben.

Die Beziehung der Markzellen zu den Nervenfasern hätte eine entfernte Analogie zu der der Satellitzellen zu den Zellen der Spinalganglien.

An der menschlichen Nebenniere konnte ich gute Imprägnationen der Nerven mit der Cajalschen Methode nur an frischem Material Neugeborener (Craniotomie am lebenden Kind) erhalten, was natürlich zur Folge hatte, daß ich die definitiven Verhältnisse in ausgebildetem Mark nicht zu Gesicht bekam. Die nicht sehr vollständige Färbung zeigte im wesentlichen nur Bekanntes in bezug auf die marklosen Nerven. Dagegen fanden sich interessanterweise mehrere Züge markhaltiger Nerven, die quer durch das Mark zur zentralen Region zogen, und hier in typischen Lamellenkörperchen komplizierter Natur endigten, wie die Abb. 67 zeigt. Die Lamellenkörperchen entsprachen in ihren Details den Strukturen, wie sie sich an verschiedenen inneren Organen finden, der mehrfach verzweigte Achsenzylinder zeigte Verästelungen von Plättchenform, in denen man deutlich das Neurofibrillengerüst unterscheiden konnte. Diese kolbenartigen Verdickungen waren von zarten Bindegewebshüllen mit Kernen eingeschlossen. Dieser Befund ist um so merkwürdiger, als meines Wissens weder an der fötalen noch an der kindlichen oder erwachsenen Nebenniere des Menschen etwas derartiges beschrieben wurde und ich auch selbst bei den vielen untersuchten Tieren nur einmal beim Kaninchen dasselbe gesehen habe, trotzdem bei manchen Tieren wie der Katze Lamellenkörperchen im inneren des Bindegewebes der Organe sich bekanntlich häufig finden. Eine auffallende Beziehung dieser Endapparate zu irgendwelchen Gefäßen, wie man nach den Anschauungen v. Schuhmachers erwarten könnte, konnte ich in diesem Falle nicht nachweisen. In jüngster Zeit fand ich auch in der Parathyreoidea des Hundes Lamellenkörperchen.

In den älteren Untersuchungen wird neben dem Nervenreichtum des Organs auch stets der Reichtum an Ganglienzellen besonders hervorgehoben, während wir schon in den meisten späteren Arbeiten nicht mehr von einem derartigen Reichtum von Ganglienzellen Erwähnung finden. Offenbar hat der Fortschritt der Technik zwischen ganglienzellenähnlichen Schrumpfungsformen und diesen selbst unterscheiden gelehrt. Keinesfalls kann man das Nebennierenmark als ein so überaus ganglienzellenreiches Organ bezeichnen, wie es die älteren Untersucher getan haben, und es handelt sich bei den einzelnen Tieren um eine mehr minder ausgiebige Aufnahme

von sympathischen Ganglienzellen in das Mark zusammen mit der Paragangliensubstanz. Die Menge der vorhandenen Ganglienzellen wechselt bei den Tieren so außerordentlich, daß ich durchaus nicht die Ganglienzellen als eigentlichen Bestandteil des Marks anerkennen möchte, da sie höchstwahrscheinlich mit den gelegentlich in der Rinde im Verlauf der Nerven, oder an der Oberfläche, in der Kapsel sich findenden Elementen wesens- und funktionsgleich sein dürften, da es schließlich nur von der Länge der Nervenfortsätze abhängt, ob Bestandteile des Organs von innerhalb oder außerhalb gelegenen Elementen innerviert werden. Am häufigsten finden sich vereinzelte oder Gruppen von Ganglienzellen bei Cavia, kleine Ganglien bei den größeren Ungulaten, und durchaus nicht sehr häufig bei den Primaten. außer Macacus cynomolgus. Auch beim Menschen habe ich sie viel seltener gefunden, als sie nach den älteren Angaben zu erwarten gewesen wären, dann allerdings in größeren Gruppen.

Außer den Nerven färben sich auch in Präparaten, bei welchen die Darstellung der Nerven durch Silber eine nur unvollständige ist, eigentümliche Gebilde in den Zellen, welche ungefähr ein Drittel der Kerngröße besitzen und im allgemeinen birnförmigen Contour haben. Von diesen Gebilden geht stets ein feiner Faden aus, den man bis an die Oberfläche der Zelle aber zuweilen und, wenn die Schnitte etwas dicker sind (über 10 μ), über die Grenze der Zelle hinaus verfolgen kann. Diese so gefärbten keulenförmigen Gebilde ließen mich im ersten Moment an Nervenendigungen denken. Es fanden sich aber solche Keulen in den Markzellen gleichzeitig neben echten freien Nervenendigungen in Oesenform an den Ganglienzellen, die benachbart waren, und es läßt sich bei sorgfältiger Durchmusterung der Präparate mit guten Immersionslinsen erkennen, daß die Fortsätze dieser Körperchen nie mit den Nervenfasern zusammenhängen, auch wenn sie sehr reichlich gefärbt sind. Auch ist die Farbnuance der Nerven immer eine ganz andere, indem sich diese dunkelschwarz färben, während die hier in Frage kommenden Gebilde sich mehr in grauem Ton von der Umgebung abheben, und das Silber in ihnen immer in Form eines eben noch wahrnehmbaren granulierten Niederschlages auftritt, in den Nerven aber ganz homogen erscheint. In unvollkommener Weise dargestellt hatte ich schon vor Jahren diese Gebilde beim Meerschweinchen bemerkt und beschrieben, ich hielt sie aber anfangs für den Netzapparat der Zelle, dessen Darstellung mir damals nur beim Igel, nicht aber in der Meer-

schweinchennebenniere gelungen war. Da es seither mit der Methodik Golgis und Ramony Cajals ein Leichtes geworden ist, diesen Apparat auch in der Nebenniere des Meerschweinchens in allen Markzellen darzustellen, ist es nicht mehr möglich, die beiden Gebilde zu verwechseln und es zeigt sich, daß es sich hier um etwas ganz Neues handelt.

In meinen älteren Präparaten von Cavia, die mit Kalium-Bichromat-Formol-Eisessig mittels Durchspülung fixiert waren, und mit Molybdänhämatoxylin nach Held gefärbt waren, ließen sich nun stellenweise genau dieselben Gebilde in exquisit schöner Weise ausgefärbt nachweisen. Sie sind hier blau mit Hämatoxylin gefärbt, in Schnitten, die aber zu stark differenziert wurden, lassen sie sich auch mit Fuchsin und Erythrosin nachfärben, ein Verhalten, das erfahrungsgemäß Nervenendigungen niemals zeigen. Wie in den Silberpräparaten ließ es sich hier erkennen, daß es sich um birnförmige Knötchen handle, die durch einen oder mehrere Fortsätze mit den gleichen Gebilden der benachbarten Zellen zusammenhängen, so daß sich in einem Gesichtsfelde zuweilen direkte kontinuierliche Verknüpfung von 6 und mehr Elementen in verschiedenen Zellen durch solche Fädchen nachweisen ließ. Diese Gebilde liegen immer weiter vom Kerne entfernt als die Netzapparate, sind kleiner, fast immer nur in der Einzahl in einer Zelle vorhanden. Sie liegen innerhalb des Protoplasmas der Zelle, ohne daß es möglich wäre, um sie herum irgend eine Vacuole oder sonstige Differenzierung zu erkennen. Beziehungen solcher Gebilde zu interstitiellen Zellen oder Bindegewebszellen oder überhaupt zu einem kernhaltigen Gebilde konnte ich bisher nicht nachweisen (Abb. 58, 60, 66).

Bei den Zellen der Rinde habe ich, in Uebereinstimmung mit den Befunden von Pilat, gut ausgebildete Netzapparate nur in den oberflächlichen Rindenschichten darstellen können, während in den tieferen an ihrer Stelle nur Haufen von Körnchen geschwärzt wurden. Gut ausgebildete Netzapparate fanden sich in den Markzellen des Meerschweinchens, während beim Pferde und Rind in Rinde und Mark diese Bildungen klein, unscheinbar und wenig detailreich, wie etwa an den Samenzellen sich präsentierten. Dagegen waren sie in den in der Nähe befindlichen Ganglienzellen in der bekannten, komplizierten Form dargestellt und bei 2 kernigen Elementen traten sie stets in der Verbindungslinie beider Kerne hauptsächlich hervor.

Durch die Anwendung der von Ramon y Cajal angegebenen Formol-Urannitratfixierung und Silberbehandlung kann man es erreichen, daß der Netzapparat in gut erhaltenen Zellen schwarzbraun gefärbt und neben ihm und der von ihm umgebenen Sphäre das keulenförmige Gebilde in lichtbraungelbem Farbenton (vgl. Abb. 54, 59) hervortritt. Irgend ein Zusammenhang läßt sich nicht nachweisen. Betrachtet man andererseits wieder Präparate, die nach verschiedenen Modifikationen der Cajalschen und Bielschofskischen Silberinprägnationsverfahren hergestellt sind, und in klarer Weise das Bindegewebsgerüst der Nebenniere sehr vollständig gefärbt zeigen, so läßt sich auch niemals ein Zusammenhang der in der Zelle befindlichen Gebilde mit Elementen des Bindegewebes konstatieren. Ein solcher Nachweis gelingt auch nicht in Präparaten, die mit Molybdänhämatoxylin gefärbt sind, welches Reagens bei entsprechender Differenzierung nach Helds Empfehlung zur Darstellung der Bindegewebsprotoplasmen derzeit als das beste angesehen werden darf. Die letztgenannte Farbe eignet sich übrigens vorzüglich, um den Netzapparat, der die Sphären mit dem Zentrosomen in den Markzellen des Igels umschließt, darzustellen, in klarer Uebereinstimmung mit den Strukturen, welche in den Zellen dieses Tieres auch die Urannitratsilbermethode als Netzapparat zeigt.

Das eigentümliche keulenförmige Gebilde fand sich aber in den Zellen des Igels nicht. Aus den ausführlichen Untersuchungen Holmgrens über den genannten Gegenstand geht es hervor, daß dieser Autor die hier aufgezählte Vielheit von Strukturen wohl schon alle vor Augen gehabt hat, daß aber die von ihm benützte Technik nicht dazu geeignet war, eine Verwechselung mehrerer getrennter in der Zelle befindlicher Apparate zu verhindern und außerdem dazu führte, gewisse Kunstprodukte, die in gut konservierten Zellen niemals sich finden, mit diesen Gebilden zusammenzuwerfen.

Mit ganz besonderer Deutlichkeit treten die Keulen und ihre Verbindungsfäden in dem scheinbar ganz homogenen Protoplasma der Markzellen nach Fixierung mit der Altmannschen Bichromat-Osmiumlösung hervor und man kann darüber gar nicht im Zweifel sein, daß es sich hier um die als Trophospongien von Holmgren bezeichneten Gebilde handelt. Mit eben derselben Deutlichkeit erlaubt aber das Eisenhämatoxylinbild zu sehen, daß diese Gebilde nicht mit der Sphäre zusammenhängen, und die letztere umgebenden

Netzapparate Gebilde sui generis sind. Bei der Katze wieder zeigt die gleiche Methodik nichts von den Gebilden.

Trotz der Durchsicht von Präparaten sehr gut konservierter Nebennieren einer sehr großen Anzahl von Säugetieren war es mir fast ausschließlich nur beim Meerschweinchen möglich, die besprochenen „Keulen"formen prägnant darzustellen. Die mit Eisenhämatoxylin gefärbten Strukturen sehen demjenigen, was Holmgren in seinen neuesten Arbeiten als fädige Trophospongien bezeichnet (in Ganglienzellen), durchaus ähnlich, niemals aber sieht man daraus Kanälchenformationen entstehen. Die Keulenformen dürften lokalen Verdickungen dieser Fäden entsprechen und die Annahme eines Zusammenhanges mit dem Netzapparat der Zelle läßt sich als irrtümlich abweisen.

Entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen.

Was die Entwicklungsgeschichte betrifft, so haben mehrere eingehende Untersuchungen das erste Auftreten und die Entstehung der Nebennierensysteme schon sehr ausführlich behandelt, insbesondere sei auf die diesbezüglichen Arbeiten von Soulié, Wiesel, Kohn, Poll, Roud, Colson hingewiesen. In letzteren beiden Arbeiten wurde neuerdings an die Möglichkeit eines gemeinsamen Ursprungs von Rinde- und Marksubstanz gedacht, was ich in Anbetracht der so ausgeprägten Unterschiede und in Hinblick auf die Uebereinstimmung meiner Beobachtungen mit den Ergebnissen der Untersuchungen von Kohn, Poll und Wiesel durchaus ablehnen möchte. Ich selbst konnte die ganz frühen Stadien, das Auftreten der Nebennieren nicht in den Rahmen meiner Untersuchung ziehen, während spätere Stadien von Talpa, Cavia, Lepus, Mus, Felis, Didelphys, Homo mir zur Verfügung standen. Vor allem suchte ich darüber Klarheit zu bekommen, ob die bisher für die Entwicklung des Menschen allein beobachtete Tatsache, daß beim Neugeborenen eine eigentliche Marksubstanz noch nicht entwickelt ist, und diese sich erst im Postfötalleben entwickelt, wie Thomas, Kern und Landau feststellten, nur für den Menschen oder auch für andere Säuger gelte. Nachdem ich bei einem neugeborenen Macacus sinicus ebenfalls die Anwesenheit zwar von Sympathicogonien, aber das vollständige Fehlen eigentlicher Markzellen beobachten konnte, scheint sich auch sonst bei Primaten die

Markentwicklung erst postfötal abzuspielen. Bei allen übrigen Ordnungen Nager, Carnivoren, Marsupialieren, Insectivoren, Xenarthra scheint, soweit ich aus meinem Material ein Urteil gewinnen konnte, die Entwicklung schon frühzeitig zur Ausbildung von Markzellen zu führen, so daß diese Tiere schon lange vor der Geburt über wahrscheinlich funktionstüchtige Paragangliensubstanz innerhalb der Nebenniere verfügen. Das Verhalten der übrigen Paraganglien bei den Primaten und den anderen Ordnungen würde eine neuerliche vergleichende Untersuchung lohnen. Was die Ausbildung der Rindenelemente betrifft, so habe ich die diesbezüglichen histologischen Verhältnisse hauptsächlich beim Menschen geschildert und möchte, indem ich auf diese hinweise, betonen, daß sie kaum irgendwo so deutlich zu beobachten sind. Sonst stimmen meine übrigen embryologischen Erfahrungen mit dem Bilde, das Poll in seiner vorzüglichen Uebersicht in Hertwigs Handbuch gegeben hat, durchaus überein.

Die von Thomas und Kern geschilderten Vorgänge der im Postembryonalleben erfolgenden Markentwicklung beim Menschen unter dem gleichzeitigen Auftreten einer eigenartigen hyperämischen Zone in den innersten Rindenschichten, wohl auch direkter „physiologischer" Extravasate, konnte ich beobachten. In dieser Hinsicht nimmt der Mensch, und wahrscheinlich mit ihm die Primaten, eine Sonderstellung ein, da bisher sich nichts gefunden hat, was das Vorkommen derartiger Vorgänge bei anderen Säugerordnungen im Postfötalleben wahrscheinlich macht. Die Untersuchung einiger Embryonalstadien einer Didelphysart ergaben, daß bei diesem Tier, das gewisse embryologische Eigenheiten, wie sehr frühzeitige Verknöcherungen wohl wegen des baldigen Aufenthalts im Brutbeutel aufweist, die Entwicklung der Nebenniere ähnlich verläuft, wie etwa bei den Nagern. Während ich über die ersten Entwicklungsvorgänge nichts erheben konnte, zeigte das jüngste (17 mm N. St. L.) Stadium schon Mark und Rinde der Nebenniere deutlich, an der Rinde beginnende Glomerulosabildung aus fascicularisartigen Elementen, und zwischen diesen Stränge von Markelementen. Aeltere Stadien, vermutlich waren es schon Beuteljunge von 30, 40 und 80 mm Länge, zeigten etwa dieselben Verhältnisse wie gleich große Meerschweinchenfoeten.

Was die Entwicklung der Nerven betrifft, ist es auch, wenn die Imprägnation sehr vollständig gelingt, was bei Foeten von Mäusen, Ratten und Meerschweinchen nach der Cajalschen Silberreduktions-

methode unschwer erzielt wird, doch wegen der Zusammendrängung der Elemente sehr schwer, ein klares Bild der Vorgänge und der Beziehungen der Nerven zu den Zellelementen zu erhalten. Jedenfalls werden schon sehr frühe Achsenzylinderbündel gleichzeitig mit den ersten Sympathicogonien von den Rindenelementen umschlossen. Einen Vorgang eines Einwachsens in das Organ, wie etwa in die verschiedensten, peripheren Bestimmungsorte von Nervenfasern mit dem Bilde der „Wachstumskeulen" der Autoren konnte ich niemals beobachten.

Beim Menschen sind die Verhältnisse ganz eigenartig, da ja die Marksubstanz embryonal nur angelegt, erst postembryonal sich in der definitiven Form ausbildet, wobei gleichzeitig Rindendegenerationen statthaben.

Präparate von Neugeborenen zeigen einzelne Nerven in den äußeren Schichten der Rinde, anscheinend ohne jede nähere Beziehnng zu den Zellen verlaufend, in der Reticularis einen nicht allzugroßen Reichtum von Nervenbündeln, die zum Teil schon eine gewisse Aufsplitterung aufweisen, aber auch keinen direkten Kontakt zu bestimmten Zellelementen erkennen lassen. Die in der Mitte gelegene Schicht, die zum Ausgangspunkt des Markes werden soll, ist arm an Nerven und es gelingt nicht zwischen den hier gelegenen Sympathicogonien und Phaeochromoblasten und den Nerven irgendwelche Beziehungen zu finden. Somit muß man annehmen, daß solche Beziehungen erst im Laufe der Entwicklung der Marksubstanz sich ausbilden und gleichzeitig, durch welchen Vorgang ist noch unbestimmt, es kommt Einwachsen neuer Nerven oder Aufspaltung schon vorhandener in Betracht, erst der große Reichtum dieser Region an Nerven, wie wir ihn bei älteren Menschen finden, sich ausbildet. Solche Aufspaltung von Nervenzellfortsätzen ist von Ramon y Cajal an Spinalganglien beschrieben worden.

VI. Zusammenfassende Uebersicht.

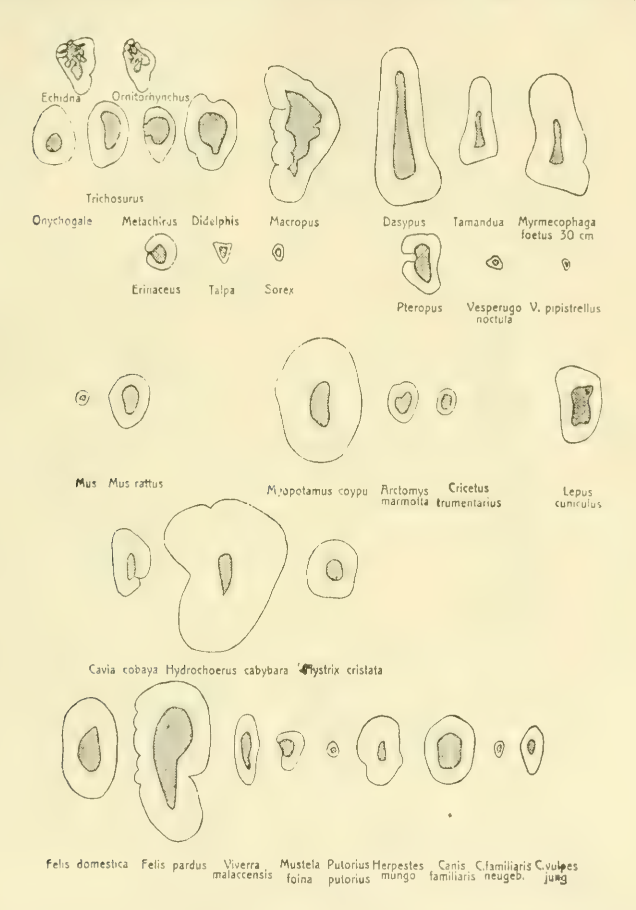
Form und Größe der Nebenniere variiert (wie man einigermaßen auch an der Hand der Querschnittafel, Seite 86, beurteilen kann) außerordentlich. Dennoch kann man konstatieren, daß in allen Tierordnungen die einfache bohnenförmige Form des Organs vorkommt, und alle Abweichungen von dieser Anordnung durch ein besonderes Wachstum zu erklären möglich sind. Die

Komplikation der Konfiguration läßt sich vielleicht durch adenomartige Wucherungen der Rinde, die wieder teilweise in die Rinde aufgenommen werden, erklären. Man kann nicht sagen, daß die Komplikation der Oberfläche irgendwie mit der Größe des Organes parallel geht, denn wir finden gerade an absolut großen Nebennieren sowohl solche mit ganz glatter wie mit etwas gefurchter Oberfläche. Die absolut größte der von mir untersuchten Nebennieren ist natürlich die des Elefanten, dann folgt die Giraffe und das Rhinozeros, dann Pferd, Ochse und Lippenbär, Hippopotamus, Löwe, an die sich das Wasserschwein anschließt. Relativ sehr große Nebennieren fand ich, wie bekannt, beim Wasserschwein sowie bei Myopotamus. Bei diesem Tier dürfte relativ zur Körpergröße die längliche fast wurstförmig gestaltete Nebenniere die größte relative Ausdehnung erreichen. Auch das Verhältnis zwischen der Menge von Rinde und Mark wechselt ziemlich stark, so daß die Marksubstanz beim Tümmler, beim Rhinozeros, dem Känguruh und dem Gürteltier als relativ mächtig bezeichnet werden kann. Noch günstiger ist das Verhältnis des Markes zur Rinde beim fliegenden Hund, dem Hamster, bei Ateles und dem Schimpansen. Relativ wenig Mark besitzen unter den Carnivoren der Mungo, Meerschweinchen, Stachelschwein und am wenigsten das Wasserschwein und Myopotamus, so daß die relative Größe des Organes bei den letztgenannten Tieren auf die besondere Rindenentwicklung zurückzuführen ist. Faltungen der Rindenschichten kommen in ausgesprochenem Maße beim Elefanten, beim Rhinozeros, Hippopotamus und manchen anderen größeren Tieren vor, sind allerdings am ausgesprochensten beim Menschen und den Affen, wo sich daran alle Schichten beteiligen. Es kann die Behauptung Landaus, daß es sich um einen caenogenetischen Fortschritt bei dieser Art von Faltung der menschlichen Nebenniere handelt, nur insoweit beigestimmt werden, daß die Erscheinung im stärksten Maße zwar nicht etwa nur dem Menschen zukommt, sondern ein Charakteristikum der Affen, insbesondere in der höchsten Ausbildung, der Anthropoiden ist. Geringere Grade von Faltungserscheinungen kommen gleichwohl bei den verschiedensten Tieren zur Beobachtung, in der Regel dadurch bestimmt, daß die Rinde ähnlich wie beim Menschen, scheinbar durch die Venen in das Mark hinein vorgestülpt wird. Die Bildung von Rindeninseln kann entweder unter Beteiligung sämtlicher Schichten erfolgen, wie beim Menschen, den Affen und dem Rhinozeros oder es

sind, wie bei Nagern, Carnivoren und vielen anderen beobachtet wird, zapfenartige Ausstülpungen der inneren Rindenschichten daran beteiligt, insbesondere die Reticularis. In manchen Fällen ist es schwer, die Faltungserscheinungen, welche durch Trabekelbildungen des Bindegewebes in der Rinde vorgetäuscht werden können, von echten Faltungserscheinungen zu unterscheiden, besonders, wenn gleichzeitig durch Wachstumserscheinungen eine Art Verwerfung der einzelnen Schichten in radiärer Richtung das Bild kompliziert. Natürlich wird durch diesen Vorgang eine Vergrößerung der Rindenmarkgrenze, wie im ersten Falle, deren Bedeutung Landau betont hat, nicht herbeigeführt. Bei einzelnen Tieren wird das Mark meist in der Umgebung der Eintrittsstelle der Vene nicht ganz von der Rinde umgeben und liegt direkt unter der Kapsel, so bei Metachirus, Pteropus, Mustela foina und anderen. Obwohl es fast überflüssig erscheint, diesen Punkt noch einmal besonders zu betonen, sei bemerkt, daß niemals sich bei günstiger Erhaltung des Gewebes Bilder zeigen, welche einen Uebergang von Markelementen in Rindenelemente vermuten ließen, so daß die älteren diesbezüglichen Angaben von Fuhrmann und anderen sowie die mit besserer Technik neuerdings von Colson wieder vorgebrachten Argumente für einen gemeinsamen Ursprung beider Gewebe hinfällig werden.

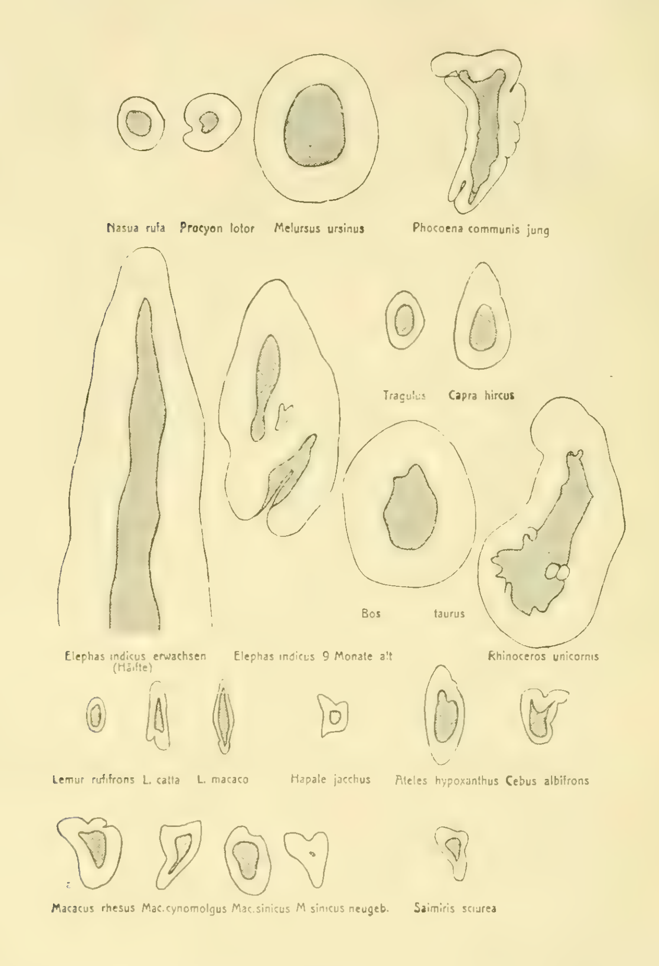
Die nebenstehenden Abbildungen sollen einen Vergleich der absoluten Größe, der morphologischen Eigenheiten der Nebenniere sowie des Mengenverhältnisses von Rinden-Marksubstanz und deren Beziehungen gestatten. Es wurde zu diesem Zwecke bei gleicher 1½facher Vergrößerung mit der Lupe die Kontur von Rinde und Mark verzeichnet, wobei ich je einen Schnitt in der Richtung des größten Querschnitts des Organs, also im allgemeinen senkrecht auf die größte Längenausdehnung verwendete. Es seien diese Querschnittsschemata hier wiedergegeben, trotzdem ich mir vollkommen klar bin, daß gegen sie allerlei Einwände gemacht werden können, indem sie absolut nicht genau vergleichbare Bilder darstellen, da weder das Alter noch das Geschlecht vieler Tiere genau eruierbar war, noch auch aus technischen Gründen immer eine ganz exakte Schnittführung in der richtigen Richtung glückte und das Mark auf dem größten Querschnitt des Organs nicht immer seinen größten Querschnitt zeigt. Aber sie geben doch besser als eine Beschreibung das Verhältnis der in Betracht kommenden Einzelheiten wieder. Die Er-

fahrungen in solchen Fällen, wo man den Querschnitt durch das Organ mehrerer Individuen untersuchen konnte, ergaben immerhin genug weitgehende Uebereinstimmung der Bilder. Natürlich sind derartige Querschnittsbilder nur ein ungefährer Anhalt in bezug auf das Mengenverhältnis der beiden Gewebe und deren Anordnung beziehungsweise



Faltung, da ja innerhalb der Nebenniere die Anordnung der Substanzen derart variiert, daß man auf dem Querschnitt durchaus nicht immer etwa den größten Querschnitt des Marks trifft, das häufig gegen einen Pol verlagert ist. Ein Blick aber zeigt ohne weiteres, daß sowohl das Verhältnis zwischen der Menge von Mark- und Rindensubstanz außerordentlich wechseln kann, als auch die Gliederung beziehungsweise Faltung der Rinde, die zur Inselbildung im Marke führt.

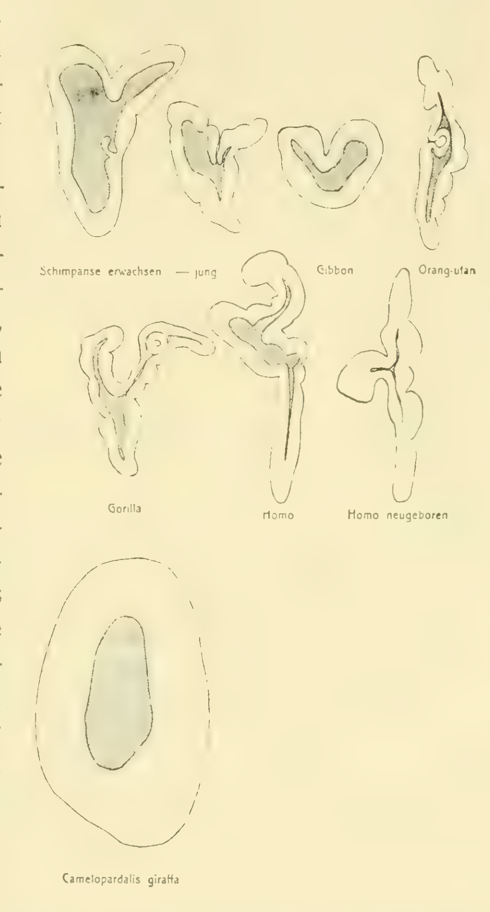
Manche Tiere wie Hydrochoerus und Myopotamus unter den Nagern, Herpestes mungo unter den Carnivoren, besitzen in der Nebenniere sehr wenig Marksubstanz in Bezug auf die stark entwickelte Rinde nicht nur, sondern auch absolut genommen. Man müßte



bei solchen Tieren annehmen, daß vielleicht sonstige Paraganglien-substanz wie etwa im ersten postfötalen Zustande des menschlichen Organismus außerhalb der Nebennieren besonders stark ausgebildet ist.

In seiner außerordentlich eingehenden Untersuchung über die Nebennierenrinde hat Landau die Ergebnisse von Untersuchungen an einem sehr großen menschlichen Material verwertet

und ist dabei gelegentlich auch zur Besprechung vergleichend anatomischer Verhältnisse übergegangen. Wie er selbst betont, stand ihm kein sehr ausgiebiges vergleichend-anatomisches Material zur Verfügung und dies mag wohl die Ursache gewesen sein, daß er mit besonderem Nachdrucke den Aufbau der menschlichen Nebenniere als besonders fortgeschritten dem Bau derselben bei den anderen Tieren gegenüberstellt. Dieser Eindruck kann allerdings nur zustandekommen, wenn man nicht über ein entsprechend großes Tiermaterial Erfahrungen besitzt. Hat man aber ein solches zur Verfügung, wie in der vorliegenden Untersuchung, so zeigt sich, daß die von Landau als besondere Eigentümlichkeiten der menschlichen Nebenniere bezeichnete starke Rindeneinstülpung mit Vergrößerung der Rindenmarkkontaktfläche, durchaus nicht etwa eine besondere Eigenschaft der menschlichen Nebenniere bildet, indem eine Reihe anderer dem Menschen und den Primaten sehr fernstehender Tiere, wie das Rhinozeros, Hippopotamus, derartige Bildungen im ausgeprägtesten Maße aufweisen, so daß ein Bild von isolierten durch Einstülpung entstandenen Rindeninseln innerhalb des Markes sich zeigt, wie wir es beim Menschen ausgeprägt vorfinden. Während wir allerdings bei den niederen Primaten derartige Vorkommnisse nicht bemerkten, sehen wir bei den Anthropoiden fast genau dasselbe Bild wie beim Menschen und in dieser Beziehung bilden sie



zusammen genau so eine Gruppe, wie wir es an dem anatomischen Verhalten der Sinnesorgane konstatieren können.

Man kann die Teilung der Rinde in 3 Schichten mit gewissen Modifikationen als für alle Säuger bestehend annehmen. Die Glomerulosa als äußerste Schichte kann sehr reduziert sein, indem stellenweise oder in großer Ausdehnung ihre Zellen die Charaktere von Fasciculosaelementen annehmen. Dasselbe findet gelegentlich bei der innersten Schichte der Reticularis statt. Die von vielen Autoren schon betonte Rolle der Glomerulosa als Keimschicht der Nebenniere ergibt sich auch aus einem großen, vergleichend-anatomischen Material, ebenso klar aber, daß nicht die oberflächlichste Zellschichte der Sitz der eigentlichen Wachstums- und Proliferationsvorgänge ist, sondern der Uebergang der Glomerulosa in die Fasciculosa, sowie die äußeren Schichten der letzteren, wo im allgemeinen die meisten Mitosen gefunden werden. Von hier aus erfolgt offenbar ein Wachstum nach beiden Seiten zu, so daß die eigentümliche Anordnung der Zona glomerulosa oder arcuata aus flach komprimierten säulenartigen Zellen sich durch Kompressionserscheinungen von seiten der wachsenden oder sich vermehrenden Fasciculosaschichten erklären ließe. Auch sind beim Foetus nicht etwa Elemente von der Art der Glomerulosa, sondern der äußeren Fasciculosa zuerst vorhanden. Dort wo die einzelnen Säulen der Fasciculosa zusammen mit den dazu gehörigen Abschnitten der Glomerulosa deutlich durch Bindegewebe umscheidet erscheinen, erinnert das Bild geradezu an die Wachstumserscheinungen in der Wachstumszone mancher Gonaden von Wirbellosen.

Die Architektur der Rindenstränge differiert ziemlich in bezug auf den Bau der Fasciculosastränge, die wie bei der Ratte und den Chiropteren aus einer Reihe von Zellen oder aus mehreren Reihen von Zellen wie bei Primaten und Ungulaten zusammengesetzt sein können.

Je weniger Verwerfungen der Schichten vorhanden sind, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß man die Rindenzylinder der Länge nach trifft, und um so einfacher schematisch erscheint der Bau der Rinde. Die zytologischen Verhältnisse in der Reticularis sind bei den einzelnen Arten so außerordentlich verschieden, daß es kaum möglich ist, zu einem allgemeinen Urteil über die Rolle dieser Schichte zu gelangen. Während nämlich ohne Vorwalten pathologischer Erscheinungen bei der einen Tierart Degenerations-

und Zerfallserscheinungen in dieser Schicht sehr auffällig sind, vermissen wir derartiges in einem anderen Fall wieder vollkommen. Auch gelingt es in den meisten Fällen nicht, eine Korrelation zwischen Zellneubildungsvorgängen in den äußeren Schichten und Degenerationserscheinungen in der innersten mit Sicherheit nachzuweisen. Je mehr man sich von der Peripherie her gegen die Rindenmarkgrenze nähert, desto häufiger finden sich allerlei Protoplasmaeinschlüsse neben den Fettvacuolen in Form von mit Eisenhämatoxylin färbbaren Schollen, „Pseudochromosomen" oder rundlichen Körnchen. Ob die bei einer Reihe von Tieren, am schönsten bei den Nagern ausgebildeten sog. Corps siderophils in die gleiche Kategorie gehören, erscheint mehr als zweifelhaft. Die letzteren kann man wohl als durch Fällung aus nervenmarkähnlichen Substanzen hervorgehend betrachten, und in dieser Hinsicht dürften sie zusammen mit dem Pigment der inneren Schichten genannt werden. Es erscheint die Annahme plausibel, daß beide Substanzen dadurch zur Anschauung gelangen, daß irgendwelche in den Lipoiden der Zelle gelöste Stoffe gradatim in den älteren Zellgenerationen, die zentralwärts liegen, oder verschoben werden, sich soweit anhäufen, daß bei einem Schwunde der Lipoide, wie wir ihn in dieser Schichte zumeist beobachten, diese beiden Substanzen, Corps sidérophils und Pigment, gleichsam als schlackenartiger Restkörper ausgeschieden werden. Gewinnen wir in vielen Fällen die Ueberzeugung, daß ein tatsächlicher Schwund von Zellelementen in der innersten Rindenschichte oder der Markgrenze zustande kommt, wofür auch die relative Häufigkeit phagozytärer Elemente in dieser Gegend sprechen, so müssen wir ein Nachrücken von der Keimschichte aus annehmen. Ob es sich dabei um eine tatsächliche Verschiebung der amöboidplastisch zu denkenden Zellkörper innerhalb des Bindegewebs- und Blutgefäßgerüstes handeln kann, oder ob an diesem jedenfalls außerordentlich langsam sich abspielenden Prozeß Veränderungen der Stützsubstanzen mitbeteiligt sind, darüber läßt sich derzeit kein Urteil abgeben.

Das Vorkommen von Lipoideinlagerungen in der Rinde ist so allgemein, daß es von manchen Autoren geradezu als die Funktion der Rinde gedeutet wurde, Fette und Lipoide zu produzieren oder zu speichern. Auch für denjenigen, der eine entgiftende Funktion der Rindenzellen annimmt, wofür physiologische Hinweise nicht mangeln, erschiene es einleuchtend, daß eventuell irgendwelche

Stoffe lipoidlöslicher Natur in diesen Lipoidreserven der Rinde zurückgehalten und gleichsam vom Blute entfernt würden.

Die Menge der Lipoide kann allerdings sehr großen Schwankungen unterliegen. So finden wir bei Nagern, speziell Lepus und Cavia, aber auch bei Elephas und Rhinozeros, bei Carnivoren wie Melursus außerordentlich große Mengen von Lipoiden, geringere Mengen wohl immer bei Erinaceus und Talpa, sowie Arctomys und gar kein Lipoid bei Tragulus (normales durchspültes Tier). Dieser Befund steht mit den bisherigen Erfahrungen in gewissem Widerspruch, da ganz fettfreie Rinden auch von den pathologischen Anatomen kaum gesehen wurden.

Es ist ein Verdienst der Schule Aschoffs, ein Verständnis des Lipoidgehaltes der Nebennierenrinde angebahnt zu haben. In der nach des Verfassers Tode veröffentlichten umfassenden Studie von Landau hat dieser insbesondere den Fettgehalt einer sehr großen Anzahl von menschlichen Nebennieren untersucht, und auch die bisher experimentell an Tieren erzielten Forschungsergebnisse berücksichtigt. Er kommt dabei zu dem Ergebnisse, daß als normal für den Menschen ein mittlerer Gehalt von Lipoiden hauptsächlich in der Fasciculosa zu gelten habe, während sowohl die Glomerulosa, als auch die Reticularis daran wesentlich ärmer sind. Das hier untersuchte vergleichend-anatomische Material stammt allerdings nur teilweise aber doch zum größten Teil von normalen Tieren, während ich bei einigen seltenen Tiertypen natürlich das Organ untersuchen mußte, ohne über die Krankheit, die zum Tode geführt hatte, unterrichtet zu sein. Von einzelnen Kategorien von Tieren konnte ich eine ganze Anzahl verschiedener Nebennieren teilweise auch unter Beeinflussung durch den verschiedenen Zustand des Genitales untersuchen. Es stellte sich heraus, daß im allgemeinen die von Landau erkannten Verhältnisse auch für die Säugetiere Geltung haben, indem auch hier es die Fasciculosa ist, die fast immer einen gewissen, häufig ziemlich bedeutenden Fettreichtum aufweist, der bei einzelnen Tieren (es handelt sich dabei allerdings um gravide, gesunde Tiere oder um Organe an irgendwelcher Krankheit verstorbener Tiere) einen überaus hohen Gehalt von Lipoiden und Fetten aufweisen kann. Extreme Verhältnisse wiesen insbesondere die beiden von mir untersuchten erwachsenen Elefanten, Rhinozeros, Giraffe und Lippenbär auf. Andererseits finden wir aber auch bei manchen Tieren, so wie etwa Dasypus, einen außerordentlich hohen

Gehalt von Lipoid in der Glomerulosa bei verhältnismäßig geringerem Gehalt in den anderen Schichten. Dieser Befund, der als ein pathologischer von Landau auf Grund seiner Erfahrungen gedeutet wurde, ließ sich bei zwei sicher sehr normalen gut gemästeten Dasypusexemplaren konstatieren. Auch die Reticularis kann in sehr wechselnden Mengen Fett enthalten, ja bei dem erwachsenen Elefanten enthielt sie so große Fettmengen, daß die Zellen sich von den ebenfalls fettstrotzenden Elementen der Fasciculosa nicht mehr abgrenzen ließen und geradezu Verhältnisse zeigten, wie sie von den Autoren bei Cholesterinmästung erzielt wurden. Andererseits finden sich unter den Tieren solche, bei denen der Lipoidgehalt unter allen Umständen, auch in der Gravidität und während der Laktation minimal und konstant bleibt. Zu diesen gehören offenbar die Insectivoren, denn unter den zahlreichen Tieren dieser Ordnung, die ich untersuchte, habe ich kein einziges Mal eine auch nur als mäßig fettreich zu bezeichnende Rinde zu Gesicht bekommen, auch bei einem anderen normalen Tier zum Beispiel Tragulus, läßt sich, wie oben erwähnt mikroskopisch kein Lipoid nachweisen.

Das Eingehen auf eine Unterscheidung der Fettsubstanzen in Neutralfette, Fettsäuren und Lipoide war mir bei der Natur des zu vergleichenden Untersuchungsmaterials leider nicht möglich, da es mir ja vor allem darauf ankam, die cytologischen Einzelheiten der Zellen möglichst gut zu erhalten, und ich dabei die zur Unterscheidung der Substanzen empfohlenen Methoden nicht anwenden konnte. In dieser Hinsicht müßte eine eigene vergleichend-chemische Untersuchung ausgeführt werden und ich muß diesbezüglich auf die Arbeiten von Kawamura, Rothschild, Pomonarew, Krylow usw. hinweisen.

Nicht immer so deutlich wie bei der Glomerulosa, aber in allen Fällen doch erkennbar, zeigt sich die Entstehung der Elemente der Reticularis aus schrittweise sich umwandelnden Elementen der Fasciculosa. Dieser Vorgang geht fast ausnahmslos unter Reduktion des Volums der Zellen vor sich, was hauptsächlich durch die Verminderung des Inhalts des Plasmas an Lipoidgranulationen bedingt wird. Bei den Tieren, bei welchen schon in der Fasciculosa im Plasma der Zellen jene Substanzen lipoider Natur, deren Fixationsbilder mit dem Namen der Corps sidérophils bezeichnet werden, sich findet, treten diese Bildungen in der Reticularis nunmehr deutlicher hervor, und heben sich in dem meist etwas dichter gebauten

Plasma deutlich ab. Es sind in dieser Schicht bei sehr vielen Tieren deutliche Degenerationserscheinungen der Zellen vorhanden, welche bis zu einer völligen Desagregation des Protoplasmas und Pyknotischwerden des Kernes, dann zum Zerfall führen können. Meistens geht damit Pigmentbildung Hand in Hand. Diese Erscheinungen können aber bei anderen Tieren wieder vollkommen vermißt werden und sind auch bei scheinbar nahe verwandten Tieren in höchst ungleichem Grade ausgebildet. Die Intensität der degenerativen Veränderungen und der Pigmentbildungen scheinen bei solchen Tieren durch parallelgehende funktionelle Veränderungen im Organismus wahrscheinlich der Organe mit innerer Sekretion, vor allem der Geschlechtsorgane beeinflußt zu werden. Wir können ganz allgemein sagen, daß solche Vorgänge speziell bei denjenigen Tieren gefunden werden, welche eine im Verhältnis zu ihrer Körpergröße relativ voluminöse Rindensubstanz besitzen (Nager). Es ist zu bemerken, daß in einzelnen Fällen die Proliferationserscheinungen, die sich in den äußeren Rindenschichten abspielen, mit degenerativen Veränderungen in der innersten Schichte in Verbindung gebracht werden, während wieder in anderen Fällen die ersteren sich finden, während die letzteren fehlen.

Die vergleichend anatomische Betrachtung lehrt uns ferner, daß die Nebenniere ein Organ ist, das bei der einzelnen Tierart sehr verschieden intensiv, aber doch offenbar bei den meisten Tieren in einem bisher nicht geahnten Maße Zellzerfall und Zellneubildung zeigt, eine Tatsache, die aus meinem Material unwiderleglich hervortritt. Diese Vorgänge spielen sich offenbar bei beiden Geschlechtern ab und sind, wie ich glaube, nicht nur auf das jugendliche Alter beschränkt. Sie erfahren durch zyklisch im weiblichen Organismus ablaufende Vorgänge der Brunst, der Gravidität, des Puerperiums und der Laktation eine Anregung und Steigerung, während der die Gesamtgröße des Organs, vor allem aber das Volum der Rinde, als Resultierende zweier entgegengesetzter Komponenten Zelldegeneration und Zellverkleinerung in der Reticulosa einerseits, Zellvermehrung und Zellwachstum in Glomerulosa und Fascicularis andrerseits, ein dem Zeitpunkt nach variierendes Maximum gegen Ende oder nach Ablauf der Gravidität erreicht.

Die Frage, wie weit solche Zellvermehrungen auch beim Menschen vorkommen, ist von den maßgebenden pathologischen Anatomen noch recht ungenügend beantwortet worden. Nur

Sézary spricht von solchen als nicht seltene Vorkommnisse bei „Hyperepinephrie". In gewisser Hinsicht sind aber gerade Untersuchungen am menschlichen Material sehr ungünstig zur Erkennung gewisser sehr wichtiger Verhältnisse. Da kaum jemals jemand in die Lage kommen dürfte, eine größere Anzahl vollständig frischer Nebennieren oder gar durchspülter menschlicher Objekte zu untersuchen, so dürfte das wichtige Vorkommen von Mitosen, die gewiß auch bei allerlei normalen und pathologischen Zuständen in der menschlichen Nebenniere sich finden, seiner Aufmerksamkeit entgehen und mancher hat zufälligerweise offenbar auch an tierischen Präparaten diese Tatsache nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt, wie Landau und Sternberg. Nun sind, wie ich schon an anderem Orte hervorgehoben habe, Mitosen ein ganz konstantes Vorkommen in der Nebenniere und zwar bei recht vielen Tieren, wie es sich zeigte, sogar verhältnismäßig häufig. Tatsächlich hat sich bei den verschiedensten Tieren unabhängig von Art, Geschlecht und Alter, wie sie mir der Zufall in die Hand geführt hat, das Vorkommen von Zellteilungen in der Rinde als fast konstanter Befund ergeben, abgesehen von jenen Zellteilungshäufungen, die als Begleiterscheinungen der Gravidität sich finden. Wenn auch nicht immer es nachzuweisen ist, daß auf die Kernteilung auch eine Zellteilung folgt, so läßt sich doch auch die Teilung der Zelle häufig genug konstatieren und nur bei einigen Tieren und besonders in den inneren Rindenschichten kommen mehrkernige Zellen zustande. Das Auffällige an diesen Zellteilungen ist, daß offenbar die Prophasen der Teilungen besonders lange dauern, so daß man hauptsächlich diese findet, während die offenbar rasch ablaufenden Dyasterstadien seltener gefunden werden. Es verhalten sich diese Mitosen somit ganz ähnlich wie die so häufig beschriebenen Teilungen der Geschlechtszellen. Die Bilder der Mitose bleiben auch in der Nebenniere mindestens einige Stunden nach dem Tode noch bestehen, so daß man auch, wenn man einige Zeit nach dem Tode entsprechend gut fixiert, noch immer die Zellteilungsvorgänge konstatieren kann. Die Häufigkeit der Zellteilungen ist allerdings wechselnd, wenn man aber bedenkt, daß mein Material von den verschiedensten Tieren stammte und wahllos dabei jedes Alter und beide Geschlechter vertreten waren, so ergibt sich aus dem fast konstanten Vorkommen von Zellteilungen überhaupt, daß diese gewiß als Ausdruck fortwährender, langsamer Zell-

erneuerungsprozesse physiologischer Art angesehen werden müssen. Bei einer ganzen Anzahl von Tieren, es handelte sich dabei bei den durchspülten Tieren mit wenigen Ausnahmen sicher um ganz normale Individuen, sehen wir auch, daß gewisse Elemente der Rinde und seltener auch im Mark durch verschiedene Formen von Degeneration in Verlust geraten, und können uns ganz gut erklären, daß die Zellteilungen der Ersatz für die verlorengegangenen Elemente darstellen. Da diese Fälle recht häufig sind, erscheint der Schluß gerechtfertigt, daß auch dort wo wir wenig oder keine Degenerationen aber Vermehrungserscheinungen finden, außerhalb der Wachstumsperiode vielleicht zeitlich die Degenerationsvorgänge mit der Regeneration abwechseln. Es sei noch erwähnt, daß natürlich während der Mitose der Sphärenapparat der Zelle und auch der ihn umgebende Netzapparat sich nicht mehr nachweisen läßt, speziell ist es mir in den so charakteristischen mit großemNetzapparat versehenen Zellen des Markes beim Igel gelungen, das Verschwinden der Sphäre deutlich nachzuweisen, was mit den entsprechenden Beobachtungen anderen Zelltypen übereinstimmt.

Von mehreren Autoren wurden beim Menschen und bei Tieren hohlraumartige Bildungen in den Rindenzylindern der Fasciculosa oder auch im Marke beschrieben und teilweise als Ausdruck eines drüsenartigen Baues aufgefaßt, während sich wieder andere gegen diese Auffassung, als Trugbilder, wendeten. Uebersieht man ein größeres Material in der Tierreihe, so unterliegt es keinem Zweifel, daß bei den verschiedensten Tieren das Auftreten von solchen durch Dehiszenz innerhalb ursprünglich solider Zellstränge sich bildender Hohlräume etwas ganz konstantes ist und in allen Schichten der Rinde wie des Markes auftreten kann. Wir finden dann außer eigentümlichen Gerinnseln in diesen Räumen große in Degeneration begriffene, offenbar von den Rindenzellen der Umgebung abstammende Elemente, daneben wahrscheinlich als Wanderzellen anzusprechende Formen und manchmal rote Blutkörperchen. Derartige Befunde ergeben sich sowohl bei gut mit der Fixierungsflüssigkeit durchspülten Objekten, als bei in toto fixierten. Es scheint das Durchspülen nicht imstande zu sein, den Inhalt dieser Hohlräume zu entfernen, so daß man nur an eine seitenständige Angliederung derselben an die Blutbahn, die vielleicht nur vorübergehend besteht, denken darf. Es finden sich bei manchen Tieren solche Hohlräume selbst in der Glomerulosa

in großer Anzahl, bei anderen wiederum fehlt jede Spur davon. Besonders mächtig waren die Hohlräume im Marke von Hippopotamus entwickelt. Keinesfalls haben wir es mit einer pathologischen Erscheinung zu tun. Man wird den eigentümlichen Zellzerfall wohl am richtigsten als den Ausdruck einer zeitweisen nicht konstanten holokrinen Sekretion betrachten dürfen. Am auffallendsten war diese Erscheinung in der Glomerulosa bei Nasua rufa.

Als Unterschied gegenüber echten Drüsenhohlräumen darf hervorgehoben werden, daß dem Hohlraum gegenüber die Zellgrenzen nicht durch deutliche Kittlinien oder Schußleisten abgeschlossen erscheinen, die wir etwa bei den Follikeln der Thyreoidea niemals vermissen.

Was das Vorkommen von Pigment betrifft, so besitzt jede Nebenniere in ihrer Rinde in frischem Zustand eine Färbung, welche einerseits durch die Farbe der Protoplasmaeinschlüsse verschiedener Art bedingt ist, andererseits, wenigstens bei manchen Tieren, durch vielleicht in den Lipoiden gelöste Pigmente (Lipochrome) hervorgerufen wird. Diese Art von Pigment kann man natürlich nur an ganz frischen, unveränderten Objekten erkennen und über sein Vorhandensein konnte ich bei der von mir bevorzugten Methodik nichts aussagen. Das Pigment der inneren Rindenschichten, das geformt auftritt, bei den meisten Tieren Körnchen, bei einzelnen wie Cavia, auch Kristalle bildet, wie schon Mulon beschrieben hat, ist recht allgemein verbreitet, wird aber nicht bei jedem Tier gefunden. Gewiß läßt sich, wie verschiedene Autoren, zuletzt wieder Landau, hervorgehoben haben, eine Zunahme dieses Pigmentes mit dem Alter des Individuums konstatieren und diesbezüglich wäre Landaus Annahme, daß das Pigment als eine Art von Schlacke ohne funktionelle Wichtigkeit auftrete, anzunehmen. Schwer vereinbar mit dieser Auffassung erscheint aber der Befund von dunklem, anscheinend nicht hämatogenem Pigment in der Nebenniere des 9 monatlichen Elefanten.

Ziemlich vereinzelt steht der Befund von Bindegewebszellen, welche Pigment enthalten in der Kapsel und Trabekeln, den ich in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben von Stilling beim Rinde und auch bei der Ziege erheben konnte.

Bei den übrigen untersuchten Tieren ist mir etwas derartiges nicht vorgekommen, und die entsprechenden Bindegewebselemente,

die Silbermethoden in der gleichen Form zeigen, sind am gleichen Ort vorhanden, aber pigmentlos.

Lymphatische Elemente werden, wie schon hauptsächlich von französischen Autoren Sabrasès, Sézary und anderen erwähnt, ziemlich bei allen Tieren gefunden. Ihre Anwesenheit ist keineswegs der Ausdruck irgendwelcher pathologischer Vorgänge, da sie in verschiedener Häufigkeit ebenso bei normalen Tieren als bei erkrankten gefunden werden. Sie sammeln sich manchmal in größeren Mengen an und zwar zumeist in den innersten Rindenschichten und sind entschieden dort häufiger nachzuweisen, wo es sich um degenerative Prozesse an der Rinden-Markgrenze handelt. Eine echte phagozytäre Tätigkeit läßt sich an ihnen wohl nur dann nachweisen, wo es sich um Aufnahme ausgetretener roter Blutkörperchen handelt. Eine Beziehung zu den zerfallenden Parenchymelementen ist kaum nachzuweisen und es dürften höchstens kleinste Bruchstücke von solchen einer phagozytären Einwirkung unterliegen. Dagegen fand ich echte Lymphfollikel ausschließlich im Mark von Saimiris.

Auch in bezug auf das Mark herrscht im Baue der Säugetiere keine Einheitlichkeit. Schon was den gröberen Aufbau des Markes betrifft, finden wir bei den einen gut definierte, durch kräftige Bindegewebszüge abgeschlossene Markballen, bei den anderen dagegen scheinbar ziemlich ungeordnete Massen von Markzellen, ohne Gliederung in Abschnitte oder Komplexe. Auch der Typus der Markzelle wechselt. Trotz der identischen Fixierung mittels Durchspülung, findet man bei den einen Zylinderzellen ähnliche Elemente, bei den anderen unregelmäßige polyedrische Elemente. So wie das Volumen der Markzellen, wechselt auch die Ausbildung ihrer Bestandteile, vor allem lassen sich solche Markzellenarten unterscheiden, bei denen durchwegs bei einem Tiere die kreisrunde Form des Zellkerns die Regel ist, neben solchen bei denen fast ausschließlich ovale Kerne vorkommen (Abb. 41, 42, 43).

Gut fixierte Markzellen des Meerschweinchens z. B. sehen immer gleich aus und man ist nicht imstande zweierlei Arten von ihnen zu unterscheiden (Abb. 41, 68).

Die runde Form des Kernes ist bei allen Exemplaren bei Kernruhe ganz konstant. Bei anderen Tierarten finden sich beide Kernformen gemischt vor. Der Netzapparat der Zelle ist zwar überall nachzuweisen, aber nur bei wenigen Tierarten tritt er

mit der Sphäre so deutlich hervor, daß er auch durch nicht spezifische Färbemethoden, wie Eisenhämatoxylin, hervorgehoben wird, was ja schon lange vom Igel bekannt ist, der ein hiefür besonders günstiges Objekt ist. Eine Umwandlung des Netzapparates in Kanälchen konnte ich nicht nachweisen. Gröbere Schollen im Protoplasma, die unabhängig von den als Ausdruck der eigentlichen Sekretion der Zelle gedeuteten außerordentlich feinen Granula sind, die nur durch Chromsalze erhalten werden, finden sich zuweilen, können aber auch ganz fehlen.

Degenerations- und Regenerationsvorgänge im Mark scheinen im allgemeinen viel häufiger vorzukommen als bisher angenommen wurde. Neben Mitosen finden sich bei den verschiedensten Tieren amitotische Vorgänge (Homo, Macacus cynomolgus) am auffallendsten manchmal beim Igel. Die Bilder eines Zerfalles von Markelementen in die Venen hinein dürften bloß durch mechanische Zerstörung des zarten Gewebes vorgetäuscht sein oder dadurch zustandekommen, daß eine postmortale, in den konservierten Stücken auftretende Desquamation von Endothelien in die Gefäßlumina hinein etwas derartiges vortäuscht. Es werden dagegen aber von Markzellen gewisse Hohlräume („Sinusoide") umschlossen, die der Blutbahn seitenständig angegliedert sind und sich auch bei Durchspülung und Injektion nicht ganz ihres Inhaltes entledigen oder von der Injektionsflüssigkeit, wenn kein großer Druck angewendet wird, gefüllt werden. Diese enthalten dann, trotz der Durchspülung, Blutkörperchen (embryonalen Typus beim jungen Fuchs) und zwischen solchen auch Markzellenzerfallsprodukte, unter Umständen können auch eingewanderte Rindenzellen ihre Zerfallsprodukte abgeben, wie bei Cavia.

Tatsächlich lassen sich bei einzelnen Tiertypen, wie Lepus, Cricetus, Hippopotamus 2 Arten von Zellen mit großer Deutlichkeit im Mark, die in Gruppen angeordnet sind, unterscheiden, die eine verschiedene Färbbarkeit des Plasmas aufweisen. Daneben finden sich Rindenzellen bei manchen Tieren, welche manchmal in größeren, manchmal aber nur in kleinen Verbänden ins Mark eingelagert sind. Das kommt natürlich nur bei solchen Tieren vor, bei denen keine scharfe Rindenmarkgrenze entwickelt ist. Wir müssen, wenn wir den Vorstellungen von Poll über die Beziehungen zwischen Mark- und Rindensubstanz, die viel Wahrscheinlichkeit für sich haben, folgen, annehmen, daß das Zusammenwirken von Mark- und Rinde bei solchen

engen Lagebeziehungen ein besonders inniges ist, wenn auch die Uebertragung von Substanzen von einer Zellart zur anderen ausschließlich durch die Blutgefäße, wie bei den Anamniern besorgt werden kann. Wir finden tatsächlich alle Uebergänge in diesen Beziehungen, von der fast überall dicht gefügten Markkapsel von Dasypus angefangen, bis zu den starken Vermischungen der Mark- und Rindenelemente mancher Nager und Carnivoren, die nur bei günstiger Fiaxtion und Färbung überhaupt beide Zellarten zu unterscheiden erlauben. Schon bei schwacher Vergrößerung zeigt sich vor allem eine außerordentlich wechselnde Abgrenzung von Rinde und Mark, indem in dem einen Falle, wie etwa bei Dasypus und Pardus, Rinde und Mark durch eine kontinuierliche, ziemlich derbe Bindegewebskapsel vollkommen voneinander getrennt sind, während in vielen anderen Fällen, trotzdem die absolute Größe des Organs die Entwicklung eines mächtigen Stützgerüstes erwarten ließe, kaum eine trennende Schichte zwischen beiden Geweben vorhanden ist, vielmehr beide im innigsten Kontakt stehen. Es wird als für den Menschen charakteristisch angegeben, daß es zu einer postembryonalen Bildung einer bindegewebigen Markkapsel komme, welche dann wieder durch Resorptionserscheinungen verloren geht. Ob derartige Vorkommnisse auch für andere Tiere Geltung haben, ist schwer zu entscheiden, jedenfalls dürften nach den Erfahrungen, die ich an embryonalen und Jugendstadien verschiedener Tiere gemacht habe, ähnliche Vorkommnisse nur auf die Primaten beschränkt sein.

Stellt man sich auf den Standpunkt, den früher schon in seinen Ausführungen Poll, neuerdings Landau betont hat, daß eine physiologische Wechselwirkung zwischen Rinde und Mark stattfindet, und daß deshalb den Lagebeziehungen zwischen beiden Geweben besondere Aufmerksamkeit zu schenken sei, so müssen wir speziell das Verhalten der Rinden-Markgrenze genauer betrachten. Wie schon betont wurde, finden wir alle Uebergänge zwischen vollständiger Trennung beider Substanzen durch eine Bindegewebsschichte die „Markkapselbildung", bis zur innigen Verquickung beider Substanzen durch strangförmige Verlagerung hauptsächlich von Rindenanteilen ins Mark. Die Abgrenzung einer Markkapsel kann nun wieder selbst gewisse Varianten zeigen. Entweder finden wir bloß eine mehr minder ausgebildete Bindegewebsschichte zwischen den Elementen der Reticularis und dem Mark

in anderen Fällen finden wir dagegen recht zahlreiche Lagen von Bindegewebsmaschen, in denen wohl einige lymphoide Elemente, aber nur vereinzelt einige Rindenzellen, meist in degenerierendemZustande, eingeschlossen sind. Da sich beim Menschen derartige Bilder in den ersten Zeiten des postfötalen Umwandlungsstadiums der Nebenniere vorfinden sollen, deutet Landau derartige Bindegewebsschichten als Ausdruck von Rückbildungsprozessen einer ursprünglich angelegten primären Rindenschichtenanlage. Derartiges findet sich nun bei den verschiedensten auch niederen Säugern im erwachsenen Zustande, und es dürfte sich hier wohl um einen stabilen Zustand handeln, da bei diesen Tieren längst die Genese des Markes ihren Abschluß gefunden hat. Erst die Untersuchung zahlreicher embryonaler und Altersstadien (Xenarthra) dieser Tiertypen wird imstande sein, uns über diese Frage die nötige Klarheit zu verschaffen.

Bezüglich der Anordnung und Form der Markzellen herrscht eine ziemliche Variation, indem entweder typisch zylinderepithelzellenartige Formen vorkommen oder unregelmäßig bald mehr polygonal, bald rundlich gestaltete Elemente sich vorfinden. Dieser Befund, der sich ausschließlich auf in der gleichen Weise überlebend durchspülte Objekte bezieht, kann nicht durch zufällige Unregelmäßigkeit bei der Konservierung bedingt sein, ebenso variiert in typischer Weise die Kernform, wie schon erwähnt wurde. Bei einzelnen Tieren finden sich im Mark von palissadenartig angeordneten Epithelzellen umgrenzte Hohlräume, welche neben Gerinnseln gelegentlich auch zerfallende Zellelemente enthalten. In anderen Fällen wieder finden sich in typischer Weise solche epitheloide Markzellen um Venenlumina angeordnet. Beide Erscheinungen dürfen nicht miteinander verwechselt werden, da es sich im ersteren Falle nicht um eine Trennung des Hohlrauminhaltes durch ein Endothel von den Zellen handelt. Ebenso wie in der Rinde finden sich und zwar nicht nur bei jungen Tieren Proliferationserscheinungen, seltener Mitosen, verbreiteter amitotische Teilungen. Das führt häufig zu mehrkernigen Zellen. Ob zugrundegehende Zellen auf diese Weise ersetzt werden, läßt sich schwer entscheiden, da außer in jenen Fällen, wo, wie erwähnt, in Hohlräume hinein, was ja nur ausnahmsweise zu finden ist, Zellelemente sich abstoßen, eine Abnützung und ein Zugrundegehen von Markzellen sich eigentlich nicht konstatieren läßt. Allerdings finden wir bei manchen Tieren einzelne Zellelemente,

die von ihren Nachbarn komprimiert, schmal, fast stäbchenförmig erscheinen können, und die vielleicht einer langsamen Atrophie zum Opfer fallen, möglicherweise dann auch durch Phagocytenwirkung verschwinden. Der ganze Prozeß ist allerdings kaum nachzuweisen. Die Sekretionsvorgänge in den Markzellen sind schon besprochen worden, die verschiedenen Einschlüsse gröberen Körnchen und Schollen, die hin und wieder bei einzelnen Tierarten sich finden, dürften mit der Adrenalinproduktion nichts zu tun haben. Es sei noch erwähnt, daß auch unter nahen Verwandten die histologischen Verhältnisse des Markes starken Variationen unterliegen. So finden sich z. B. die prachtvollen Sphären- und Netzapparate in den Zellen des Igels, während die anderen Insectivoren, wie wie Talpe und Sorex, nichts derartiges zeigen, oder auch bei den Lemuren finden sich solche cytologische Unterschiede bei ganz gleicher Konservierung.

Den Angaben der früheren Autoren über das Bindegewebsgerüst habe ich nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Der Annahme einer, wenn auch sehr langsamen Wanderung und Verschiebung der Elemente der Nebenniere von der Peripherie gegen das Zentrum zu, steht der Befund der Bindegewebsanordnung nicht im Wege, indem man ganz gut annehmen kann, daß in der Richtung des Wanderns der Zellelemente Bindegewebsfasern zugrunde gehen, in der Umgebung der neuverlagerten, neue Gerüstelemente sich ausbilden, wofür in der physiologischen und pathologischen Gewebsausbildung gewiß Analoga zu finden wären. So müssen sich auch die von verschiedenen Autoren geschilderten postembryonalen Entwicklungsvorgänge des Markes beim Menschen, sowie die Bildungsvorgänge bei den an der Oberfläche auftretenden, die ursprünglich geschlossene Kapsel durchbrechenden Adenomen der Glomerulosa unter derartigen Verdrängungen oder Zerstörungen des Bindegewebes abspielen. Es sei erwähnt, daß die gelegentlich bei erwachsenen Tieren beobachtete, mitotische Teilung von Bindegewebszellen und Endothelien in der Rinde im Sinne dieser Annahmen spricht.

Bei verschiedenen Tieren variiert das Bindegewebe sowohl in der Rinde wie im Mark stark. Es ist klar, daß absolut größere Organe im allgemeinen ein kräftigeres Bindegewebsgerüst besitzen müssen, und so finden wir vor allem bei den größten Säugetieren mächtige Rindenkapselbildungen (Giraffe). Bei denjenigen Tieren, bei denen eine besonders typische Glomerulosa ausgebildet ist, wird deren Her-

vortreten durch die starke Ausbildung des Bindegewebes, das diese Schichte umhüllt und den Uebergang der Zellsäulen in die Fasciculosa einschnürt, hervorgebracht. In der Fasciculosa tritt das Bindegewebe um so mehr hervor, je schmächtiger die Elemente sind, die die Zellsäulen zusammensetzen, eine Variation in bezug auf eine gewisse Zunahme des Bindegewebes im höheren Alter scheint vorzuliegen. Sehr häufig sind mehr minder kräftige, bindegewebige Trabekel in der Rinde vorhanden, die als solche meist nur bis in die Fasciculosa hineinreichen, nur in einzelnen Fällen sich bis in die Reticularis hinein verfolgen lassen, ja bis an die Markkapsel reichen können, so daß dadurch die Rinde geradezu in Regionen zerschnürt werden kann. Glatte Muskeln finden sich gelegentlich in diesen Trabekeln. Unter Umständen erreicht das Bindegewebe zwischen Mark und Rinde die sog. Markkapsel bei erwachsenen Tieren überraschende Dimensionen. So fand sich beim Panther eine Markkapsel von etwa 240 μ während die äußere Kapsel der Rinde nur etwa 180 μ maß.

Wird in der von mir an anderem Orte erwähnten Weise durch die Uran-Silbermethode Ramon y Cajals das Bindegewebe dargestellt, so hebt sich das „argentophile" Bindegewebe, das die Glomerulosaelemente einhüllt, und sich in das ganze übrige Stützgerüst fortsetzt, mit aller wünschenswerten Deutlichkeit von dem eigentlichen Gewebe der Rindenkapsel ab, das ungefärbt bleibt.

Mit der Uran-Silbermethode von Cajal werden gelegentlich, wie ich es bei menschlichem Material beobachten konnte, in einer ziemlich elektiven Weise die Bindegewebszellen, welche zwischen den Strängen der eigentlichen Parenchymzellen der Rinde und den Kapillarendothelien liegen, gefärbt und man sieht dann diese hochgradig verästelten und teilweise anastomosierenden ganz flachgedrückten Elemente mit ihren Ausläufern die Kapillaren umspinnen (Abb. 75). „Perithelien"?.

Das Vorkommen von Muskulatur in der Nebenniere ist schon lange bekannt und es wurde von verschiedenen Autoren seit Gottschau erwähnt, daß sich in der Kapsel und in den Trabekeln glatte Muskeln finden, sowie auch in den Wandungen der Venen und in von diesen ausgehenden Strängen. Ob diese Muskulatur die Bedeutung hat, das Volumen des Organs zu verändern, darüber liegen meines Wissens noch keine entsprechenden Angaben

vor. Im allgemeinen scheinen speziell größere Tiere glatte Muskeln in erheblicherem Ausmaß zu besitzen als kleinere und speziell die Wiederkäuer gut damit versehen zu sein. Aber auch bei den Nagern, insbesondere bei Cavia, finden sich mächtige Balken von Muskulatur auch innerhalb des Marks und man kann dann in derselben, gelungene Nervenfärbung vorausgesetzt, die Innervation dieser Gebilde, ähnlich der Innervation der Blasenmuskulatur, sehr gut erkennen. Ganz unbekannt scheint mir bisher das Vorkommen quergestreifter Muskulatur bei Echidna gewesen zu sein, das ich an verschiedenen Exemplaren durch die Rindenstränge bis ins Mark hinein nachweisen konnte, wenigstens wird bei Elliott und Tuckett nichts davon erwähnt.

An Blutgefäßen finden wir bekanntlich gröbere Arterien zumeist nur an der Oberfläche des Rindenorgans entwickelt, die rasch sich in Kapillarnetze auflösen, als arterielle Gefäße die Rinde in zumeist senkrechter Richtung gegen das Mark zu durchsetzen, und dabei untereinander durch zahlreiche meistens schief, selten quer verlaufende Kapillarbrücken verbunden sind. Es ist schwer zu entscheiden, ob die Anordnung der Rindenzellen zu Strängen von den Gefäßen bedingt ist, oder ob die Lage der Rindenzellen das Primäre, die Verästelung der Kapillaren als das Sekundäre aufzufassen ist. Jedenfalls sind die Maschen des Kapillarnetzes um so enger je schmaler die Balken der Fasciculosa sind, und um so weiter je mehr Zellreihen in den einzelnen getrennten Balken nebeneinander vorhanden sind. Auch das Kaliber der einzelnen Kapillaren dürfte eine wechselndes sein, indem wir nicht immer die gewöhnliche Form der Kapillare antreffen, deren Lumen immer nur ein einzelnes Blutkörperchen passieren läßt, sondern gelegentlich wie beim Elefanten und beim Hylobates, übrigens auch beim Menschen in dem Querschnitt dieser Kapillaren eine größere Anzahl von Blutkörperchen Platz finden kann, was an die Verhältnisse etwa in der Choriocapillaris erinnert. Die Kapillarverteilung in der Nebenniere ist nicht immer leicht zu sehen. Selbst an gut durchspülten Präparaten sind offenbar infolge der Wirkung der elastischen Fasern der Kapsel sehr häufig die Kapillaren kollabiert und nur bei Anwendung von etwas Ueberdruck erhält man die Kapillaren klaffend, durch Hyperämie gefüllt sieht man sie gelegentlich an Leichenmaterial.

Die von Srdinko geschilderten Arteriae perforantes finden sich in sehr verschieden starker Ausbildung bei den ein-

zelnen Tiertypen und ihre Mächtigkeit dürfte von der absoluten Größe des ganzen Organes abhängig sein. Deshalb fallen sie besonders bei großen Tieren auf, fehlen aber wohl eigentlich nirgends ganz. Bei einzelnen Tiertypen verlaufen die Rindenarterien durch längere Strecken geschlängelt oberflächlich unter der Kapsel ähnlich wie am Hoden, so speziell bei Dasypus.

Verhältnismäßig gering scheint die Rolle von Kapillaren in der Marksubstanz zu sein, denn sie treten überhaupt auch bei gelungenen Injektionen selten reichlich hervor und sind bei keinem Tiere innerhalb der Markballen stärker entwickelt, so daß man annehmen muß, daß ihre physiologische Rolle geringer als in anderen Geweben zu bewerten ist. Sie dürften zumeist von den Arteriae perforantes herstammen.

Speziell im Mark finden wir häufig Bilder, welche es plausibel machen, daß die während der Embryonalentwicklung vorkommenden Bildungen von sogenannten venösen „Sinusoiden“ teilweise in der Postembryonalperiode bestehen bleiben.

Die Angaben der verschiedenen Autoren über Lymphräume kann ich im großen ganzen bestätigen, glaube aber, daß alle Lymphspalten, welche als zwischen den Zellen der Rindenstränge gelegen, abgebildet wurden, mehr weniger auf Schrumpfungswirkung der Reagentien zurückzuführen sind, da solche an gänzlich ungeschrumpften Präparaten nicht aufzuweisen sind, wie auch aus meinen photographischen Abbildungen zu entnehmen ist (Abb. 19, 20, 27).

Bei Carnivoren finden sich Lymphräume, die wenigstens stellenweise die mittelstarken Venen umgeben, und teilweise einscheiden; diese Verhältnisse erinnern an manche Vorkommnisse im Zentralnervensystem, der lymphatischen Apparate usw.

In cytologischer Hinsicht bietet die Nebenniere ein besonders günstiges Objekt zum Studium des Zentralapparates der Zelle in den Rinden- und Markzellen, was ja beim Igel schon mehreren Autoren aufgefallen war, und damit im Zusammenhang läßt das Organ auch eine besonders gute Darstellung des Netzapparates zu. Insbesondere gelingt auch die Differenzierung der Diplosomen, die überraschenderweise gerade bei Anthropoiden (am Menschen konnte ich den Nachweis nicht erbringen) stäbchenförmig sein können. Eigentümlich scheint speziell beim Menschenfoetus deutlich eine Rolle der Diplosomen der Sphäre und des Netzapparates. Es läßt sich nachweisen, daß (am besten

erkennt man es am menschlichen Foetus) die in der Zelle auftretenden Granulationen, die später das von vielen Autoren als Sekret aufgefaßte Lipoid speichern, konzentrisch um den Zentralapparat der Zelle ausgeschieden werden. Das ist so auffallend, daß der Gedanke an einer, vom Zentralapparat ausgehenden Orientierung dieser Strukturen, wenigstens im Anfange ihrer Bildung, ausgesprochen werden darf, es wäre hier also eine „Sekretion“ unter dem Einfluß des Zentralapparates der Zelle.

Als besonders interessant seien die stäbchenförmigen Diplosomen in den Fascicularis- und Reticulariszellen der Rinde von Hylobates syndactylus hervorgehoben, da man an ihnen beobachten kann, daß sie die verschiedensten Stellungen zum Kern innerhalb der Sphäre einnehmen können. Bald liegen sie parallel, bald gekreuzt. An abnorm großen Zellen mit besonders großen Kernen sieht man gelegentlich, ohne daß noch der Kern sich zur Teilung anschickt, an Stelle der zwei Stäbchen vier kleinere, ein Beweis, daß einer Kernteilung hier eine Teilung des Zentralapparates vorangegangen ist, denn man kann auch in den häufigen doppelkernigen Elementen immer die beiden Doppelgruppen von Stäbchen, in der Symmetrieebene der beiden Kerne gelegen, nachweisen.

Sehr auffallend ist bei allen Tieren und nach den verschiedensten Fixationen das ungleiche Verhalten der Kerne in bezug auf die Farbstoffe, indem die einen die sauren, die anderen die basischen Farbstoffe festhalten. Dieses Verhalten, das ja schon seinerzeit von Wiesel betont wurde, scheint, wie die neueren Untersuchungen von Unna dargelegt haben, etwas ganz allgemeines zu sein, das Verhältnis der beiden Kernarten und die Mischung beider Sorten scheint aber unter bestimmten Umständen zu variieren, aber erst diesbezügliche Untersuchungen müßten feststellen, ob mit sonstigen Veränderungen des Organes oder des ganzen Organismus derartige Aenderungen parallel gehen, worauf hier nur vorläufig hingewiesen sei.

Es ist die Rindenzelle speziell im Gebiete der Fasciculosa, aber auch manchmal die Markzelle ein gutes Beispiel für das Bestehen einer Kernplasmarelation, indem man sehr deutlich bemerken kann, daß bei einer bestimmten Zunahme der Zellgröße auch der Kern eine entsprechende parallele Vergrößerung erfährt und meistens dann eine Vermehrung der Kernsubstanz durch amitotische Zerschnürung eintritt, häufig auf diese Weise 2 kernige Zellen (Ratten)

zustandekommen, in anderen Fällen auch 4—5 kernige Zellen sich ausbilden können (Marsupialier). Auch in bezug auf den Modus der Kernvermehrung lassen sich interessante Tatsachen in der Nebennierenrinde feststellen, indem an manchen Objekten sehr zahlreiche mitotische Teilungen an den verhältnismäßig großen Kernen mit allen Details beobachtet werden können (Didelphis, Metachirus, Cavia).

Amitosen, zumeist in Form der Durchschnürung, im Mark auch in Form von mehrfachen Kernknospungen, werden nicht selten beobachtet. Irgendwelche Veränderungen der Kerne in dem Sinne, daß Chromatin aus dem Kern austritt, oder daß der Nucleolus die Zelle verläßt, was bei Winterschläfern (Baroncini) gesehen wurde, habe ich niemals beobachtet, und glaube, daß man diesen Erscheinungen immer mit dem Verdacht, daß sie Kunstprodukte seien, entgegenkommen muß.

Bei regressiver Entfärbung nach Bichromat-Formol oder der Färbung nach Kull kann man beobachten, wie im Kern das Basichromatin bis auf geringe Reste sich entfärbt, während die Kernmembran noch etwas Farbe zurückhält und gleichzeitig im Kernraum mit sauren Farben sich tingierende Körnchen hervortreten, die, wenn sie nicht ein Niederschlag aus dem Kernsaft sind, mit den Chromiolen Heidenhains zu identifizieren wären. Fetteinschlüsse im Kern, von manchen Autoren erwähnt, sind mir niemals aufgefallen.

Nachdem wir erkannt haben, daß die Entwicklung der Rindenzellen von außen nach innen zu sich abspielt, und daß wir an der Grenze der Glomerulosa und Fascicularis die ältesten Anfänge der Rindenzellen am Beginn der Ausbildung der Schichten vor uns sehen, bei der in allen drei Schichten voll ausgebildeten Rinde aber die ältesten als Nachkommenschaft der Erstanlage hervorgegangenen Zellen an der Rindenmarkgrenze finden, so können wir, insbesondere mit Hinsicht auf die beim Menschen gefundenen Verhältnisse, sagen, daß aus den noch wenig differenzierten Zellen der ersten Glomerulosaelemente durch Hervortreten des Zentralapparates der Zelle eine Entwicklung und Blüte der Zellen einsetzt, die unter der gleichzeitigen Ausbildung der Granula gegen das Zentrum zu fortschreitet. Dann, nachdem der Zentralapparat (Sphäre, Diplosom und Netzapparat) wieder stark zurücktritt, eine gradweise Verkleinerung der gealterten Zellen als Einleitung

der allmählichen Degeneration statthat. (Selbst im 5. Monat läßt sich beim Menschenfoetus schon das Degenerieren vereinzelter Zellelemente an einwandfrei konserviertem Material nachweisen.) Der physiologische Einfluß des gleichzeitig morphologisch hervortretenden und wieder zurücktretenden Zentralapparates kommt hier in ungewohnter Weise zum Ausdruck.

Die Zellen der inneren Rindenschichten zeigen häufig interessante Bilder einer physiologischen Degeneration unter gleichzeitigem Auftreten von Pigment und bei einzelnen Tieren in Form und Anordnung variierender Einschlüsse („Pseudochromosen", kristallartiger Stäbchen, Fäden, Schollen, Corps sidérophils).

Das verhältnismäßig seltene Vorkommen der sogenannten „Corps sidérophils" scheint mir der von einigen Autoren betonten Annahme zu widersprechen, daß man es hier mit besonderen Differenzierungen des Protoplasmas in der Art einer „höheren" Protoplasmas, nach Prenants Ergastoplasmahypothese zu tun hätte. Ich glaube vielmehr in ihnen nichts anderes als den Ausdruck einer besonderen Anhäufung bestimmter Lipoide zu sehen, deren teilweise Fällung bei Lösung anderer Lipoide während der verschiedenen technischen Maßnahmen diese Formen hervorbringt.

Jene granulären Substanzen, die bald als Altmannsche Granula, bald als Mitochondrien oder Plastokonten usw. bezeichnet werden und wohl alle miteinander identisch sein dürften, lassen sich, wie schon bekannt, durch die spezifischen Methoden in beiden Anteilen des Organes darstellen. Besonders klare Bilder von der Art der Chondriokonten erhält man gelegentlich durch die Uran-Silbermethode, wie ich an anderer Stelle schon geschildert habe. Die Beziehung, welche zwischen diesen Gebilden und der Ausbildung von Sekretkörnchen während der embryonalen Differenzierung der Zellen und auch noch später nachzuweisen sein soll, sind mir nie klar zu Gesicht gekommen. Desgleichen, trotz der entsprechenden Technik (Fixation und Färbung nach Kull), niemals Bilder, welche an genetische Beziehungen dieser Gebilde mit dem Chromatin oder dem Nucleolus des Kernes im Entferntesten hätten denken lassen („Chromidien").

Auch das Mark ist ein günstiges Objekt zum Studium der Zentralapparate und Netzapparate. (Am schönsten beim Igel unter allen untersuchten Typen, siehe vorigen Abschnitt.) Die eigentümlichen Sekretionserscheinungen der Markzellen dürften als Eigen-

art dieser Zellen, wofür sich ein Analogon höchstens in den Elementen der Parathyreoidea findet, gedeutet werden. Bei allen gröberen Granulationen in diesen Zellen müssen wir an Kunstprodukte denken.

Von dem Vorhandensein besonderer Sekretkanälchen konnte ich mich bei keinem der Säuger überzeugen. In einem einzigen Falle bei Procyon waren Andeutungen eines in der Gegend der Sphäre gelegenen netzartigen Kanälchenapparates vorhanden, die aber nicht die Zelloberfläche erreichen. Gebilde, die als Trophospongien im Sinne Holmgrens zu deuten wären, können nur im Mark bei wenigen Tieren (Cavia, Erinaceus) nachgewiesen werden und sind unabhängig vom Netzapparat der Zellen, ihr Nachweis bei Carnivoren und Ungulaten gelang mir niemals.

Fragen wir uns, inwieweit durch irgendwelche bekannten Eigenschaften des Tieres der Bau der Nebenniere beeinflußt wird, so müssen wir vor allem die Größe des Tieres ins Auge fassen. Es zeigt sich dabei, daß, wie ja schon seit Cuvier bekannt ist, die Größe der Nebenniere in gar keiner direkten Relation mit der Größe des Tieres steht, da es ja gerade relativ kleine Formen sind, bei denen wir die verhältnismäßig größten Nebennieren finden. Die absolute Größe des Organs dagegen ist, wie fast selbstverständlich, von der Größe des Tieres bis zu einem gewissen Grade abhängig, und so habe ich auch beim Elefanten, der Giraffe und dem Rhinozeros die größten Organe gefunden. (Angaben über die Nebenniere der Cetaceen habe ich nicht in der Literatur gefunden.) Auch der Bau des Organes selbst scheint durch ihre Größe in keinerlei erkennbarer Weise beeinflußt zu werden. So ließe es sich erwarten, daß bei größerem Volumen des Organes auch das Stützgewebe, das dem Gewebe Festigkeit verleihen muß, entsprechend stärker ausgebildet wäre. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall und gerade im Mark der Nebenniere des Elefanten finden wir ein ausgesprochen zartes Bindegewebe. Auch zur Größe des Individuums steht die Größe und der Bau der Nebenniere in keinem parallelen Zusammenhang, dagegen scheinen mit der geringen Größenzunahme, die mit dem Heranwachsen des Tieres bis zur definitiven Größe verbunden ist, auch gewisse Erscheinungen, wie Adenombildung in der Rinde und die Ausbildung von Rindeninseln im Mark parallel zu gehen.

Was zunächst den Einfluß der Größe des Tieres

betrifft, so kann man zwar, wie schon bekannt, eine direkte Beziehung der Größe der Nebenniere zur Größe ihres Trägers nicht feststellen, doch kann man annehmen, daß durch die Größe des Organs selbst die Tendenz zur Oberflächenentwicklung und Faltung der Rinde hervorgerufen wird. Ausgiebige Faltungserscheinungen der Rinde finden sich beim Menschen und den großen Nebennieren besitzenden Anthropoiden. Noch sehr deutlich ist diese Erscheinung beim Delphin entwickelt und ganz besonders beim Rhinozeros (und Hippopotamus). Beim Elefanten dagegen sind Faltungserscheinungen der ganzen Rinde nur angedeutet. Auch die voluminöse Nebenniere des Pferdes läßt nur stellenweise Faltungen der ganzen Rinde erkennen, ebenso die der Giraffe, dagegen zeigen kleine Tiere, auch wenn sie eine verhältnismäßig voluminöse Nebenniere besitzen, keinerlei echte, das heißt den Faltungserscheinungen der Hirnrinde vergleichbare Faltungen der ganzen Rindensubstanz. Gewisse Faltungserscheinungen, die durch das Eindringen der Gefäße oder vielleicht besser gesagt, durch das Haftenbleiben von Rindenteilen an den ersten Gefäßen während der Entwicklung des Organes entstehen, dürfen nicht mit den eigentlichen Faltungserscheinungen der Rinde verwechselt werden. Durch diesen Konnex mit den größeren Gefäßen werden dann Rindenteile in das Mark eingestülpt, wo sie dann unter Umständen auf dem Querschnitt als Rindeninseln imponieren. Je mehr Tiertypen man untersucht, desto deutlicher nimmt man wahr, daß alle Elemente der Rinde einen gemeinsamen Ursprung haben, den man wohl am richtigsten in den an der Grenze der Glomerulosa und Fascicularis gelegenen Elementen suchen dürfte. Aus diesen Elementen entwickeln sich während der Organogenese einerseits die Stränge der Fascicularis andererseits gehen auch die so verschieden geformten Zellkomplexe der Glomerulosa aus ihnen hervor, welche dann im postfötalen Leben selbst wieder als eine Art Keimlager von vermehrungsfähigen Zellen anzusehen sind.

Diese von mehreren Autoren schon angedeutete Auffassung wird durch das Studium vieler Tiertypen durchaus befestigt, indem man immer wieder übereinstimmend konstatiert, daß mitotische und amitotische Vermehrungsvorgänge in wechselnder Häufigkeit, aber immer doch vorhanden, und im allgemeinen weit häufiger als in den meisten anderen Parenchymen, in den äußeren Anteilen

der Fascicularis und später auch in der Glomerulosa sich finden. Es hat die Annahme viel Wahrscheinlichkeit für sich, daß die eigentümliche Anordnung der Elemente der Glomerulosa, die ihren höchsten Ausdruck in der Ausbildung einer Zona arcuata wie beim Pferd oder Hund findet, durch eine in irgend einer Entwicklungsperiode offenbar rasch sich abspielende Proliferation der Zellelemente, die eine Zusammendrückung und Abplattung derselben bewirkt, hervorgerufen ist. Auch späterhin wird durch den Nachweis von mitotischen, häufiger noch amitotischen Vermehrungserscheinungen in der Glomerulosa und den äußeren Fascicularisabschnitten diese Rolle der Schichten verdeutlicht.

Für die vergleichende Betrachtung müssen wir uns vor Augen halten, daß bei den Fischen beide Anteile der Nebenniere vollkommen getrennt erscheinen, bei den Sauropsiden eine teilweise Vereinigung entwickelt ist, bei den Vögeln eine enge Vereinigung und gegenseitige Durchwachsung beider Systeme vorliegt, ohne daß noch verschiedene Schichten in den Elementen des Rindenanteils sich abgrenzen ließen. An dieses Verhalten schließt sich enge das Bild des Organs der Monotremen an, wie ich in Uebereinstimmung mit Elliot und Tuckett bei beiden Vertretern dieser Ordnung sehen konnte, wenn auch hier schon die Oberfläche fast ausschließlich von Rindensträngen gebildet erscheint. Leider erlaubte mein Material nicht mit Sicherheit zu sagen, ob auch hier schon eine Andeutung einer Schichtenausbildung vorliegt, die bei den Vögeln ja fehlt. Man wird dabei sich erinnern müssen, daß Vögel und Monotremen die Charaktere der Warmblütigkeit und des Eierlegens gemeinsam haben. Die Marsupialier schließen sich, trotzdem sie Aplacentalier sind, im Verhalten der Nebenniere den übrigen Säugetieren, den Placentaliern an. Wir finden, an den Beuteltieren angefangen, überall die deutliche Ausbildung der 3 Rindenschichten. Spezielle Ordnungscharaktere der Beuteltiere festzustellen, war mir an dem vorliegenden Material nicht möglich. Für die Ordnung der Insectivoren dürfen verhältnismäßig kleine Dimensionen der Rindenelemente als charakteristisch angesehen werden, auffallend geringe Fettmengen in der Rinde, sowie kaum nachweisbare Degenerationserscheinungen der Rinde, auch wenn man verschiedene Perioden in Untersuchung zieht. Gemeinsame Charakteristika der Marksubstanz war ich festzustellen nicht in der Lage. Auch für die Chiropteren lassen sich

keineswegs bezeichnende Ordnungsmerkmale, die etwa den Makro- und Mikrochiropteren gemeinsam wären, feststellen. Die Nager zeigen außerordentlich große Varianten in ihrem Verhalten so daß auch hier fast jeder einzelne Abschnitt des Gewebes unabhängig, von den anderen Abweichungen in seinem Verhalten zeigt. Die Ungulaten lassen vielleicht als gemeinsamen Charakter eine besondere Ausbildung der Glomerulosa erkennen, doch ist auch dieses Merkmal nicht als ganz allgemein anzusehen. Auch die Carnivoren zeigen unter ihren Typen so verschiedene Bilder des Gewebes wie etwa Hund und Mungo, so daß auch hier das Verhalten der stark ausgebildeten Glomerulosa, das von mehreren Autoren besonders hervorgehoben wurde, nicht als Charakteristikum aller Angehörigen der Ordnung angesehen werden darf. Die Xenarthra scheinen soweit einige Vertreter Schlüsse zulassen, durch verhältnismäßig voluminöse Elemente der Rinde, Degenerationen an der Markgrenze und die Ausbildung einer Markkapsel charakterisiert zu sein. Eine gewisse Uebereinstimmung im Bau zeigen die Primaten durch die eigenartige verhältnismäßig schmale Rinde und die Entwicklung der einzelnen Rindenschichten, während in bezug auf das Mark, wie ausgeführt wurde, große Verschiedenheiten unter den Lemuren und Affen hervorhegoben zu werden verdienen.

Bei einer oberflächlichen Betrachtung erscheint somit der Bau der Nebenniere bei allen Säugern ähnlich, bei näherer erkennen wir schon die auffallenden Unterschiede, die das Organ bei den einzelnen Tieren aufweist. Befassen wir uns aber erst eingehend mit den histologischen Details, so sehen wir, wie außerordentlich verschieden eigentlich der Bau jeder Nebenniere ist, und daß er für jede einzelne Art artspezifisch ist. Nicht nur in bezug auf gröbere Verhältnisse, nein auch in bezug auf das Verhalten der einzelnen Zellarten, ja sogar in bezug auf cytologische Besonderheiten hat jedes der untersuchten Tiere seinen spezifischen Charakter und man kann behaupten, daß der Erfahrene jedes analysierte Tier an einem Teil eines Querschnittes einer Nebenniere erkennen kann, andrerseits aber nicht imstande ist, aus dem Bilde einer nicht studierten Nebenniere die Zugehörigkeit ihres Trägers zu einer bestimmten Tierordnung mit Sicherheit anzugeben, da die Feststellung von Ordnungsmerkmalen an diesem Organ auf ernstliche Schwi rigkeiten stößt.

Was die Größe der Zellelemente anbetrifft, so verhalten sich die Rinden- und die Markzellen unabhängig von ein-

ander. Manche Tiere besitzen verhältnismäßig große Rindenelemente bei kleinen Markzellen und umgekehrt. Mit der Größe des Tieres steht natürlich die Zellgröße, wie man es ja auch von anderen Organen weiß, in gar keinem Zusammenhang. Besonders voluminöse Elemente finden sich in der Rinde in den Schichten der Fascicularis, im Mark meistens in den Randpartien. Beim Menschen scheint die Größe der Zellen in verschiedenen Wachstumsperioden einigermaßen zu variieren und speziell die Rindenzellen, insbesondere die Elemente der Fascicularis scheinen schon im frühern Fötalleben etwa im 5. Lunarmonat ihre Hauptgröße, eine Art von Blüteperiode, zu besitzen, während später die Elemente wieder an Größe abnehmen. Während bei Nagern und Carnivoren etwas ähnliches mir nicht auffiel, ist es möglich, daß doch auch bei anderen Säugern derartige Größenschwankungen vorkommen, da ich bei dem Foetus von Myrmecophaga so auffallend große Rindenzellen beobachtete.

Was den Einfluß der Art auf den Bau der Nebenniere betrifft, so zeigt sich, wie schon aus den Detailbeschreibungen ohne weiters hervorgeht, daß unter Beibehaltung gewisser, wesentlicher Grundzüge des Aufbaus das detaillierte Verhalten der Gewebe streng artspezifisch ist, d. h. jede der ca. 70 untersuchten Tierarten hat spezifische histologische Eigenheiten, ganz abgesehen von den Dimensionsverhältnissen der einzelnen Elemente, die soweit verschieden sind, daß auch die Organe nahverwandter Tiere bei genauer Kenntnis dieser Eigentümlichkeiten von Sachverständigen nicht verwechselt werden können. Ich weise besonders auf die Verhältnisse bei den Lemuren hin. Unter den hervorgehobenen Einzelheiten im Verhalten der Zellen und Gewebe finden sich solche, welche erfahrungsgemäß, wie etwa Fettgehalt der Schichten, Vorkommen von Degenerations- und Proliferationserscheinungen innerhalb Angehörigen einer Art wechseln, andere wie Kernform der Zellen, Anordnung der Schichten, Verhalten der Rindenmarkgrenze kaum oder gar nicht variieren. Natürlich sind nur letztere, man kann dabei recht verläßlich von den Erfahrungen an vielfach untersuchten Tierarten auf das Verhalten bei nur in Einzelexemplaren untersuchten Tieren schließen, als Artmerkmale zu betrachten, und ihre Uebereinstimmung dürfte nur insoweit reichen, als es sich um kreuzbare Arten handelt. Diese Abweichung der Arten im geweblichen und zytologischen Aufbau selbst von Organen der inneren Sekretion

wird vielleicht das Verständnis der Unmöglichkeit von fruchtbaren Kreuzungen zwischen nahe verwandten Arten, das durch Polls Untersuchungen an den Gonaden der Entenkreuzungen angebahnt wurde, vertiefen.

Die Aufdeckung so vieler spezifischer Eigenheiten im Organbild der einzelnen Tiertypen zwingt uns zu fragen, inwiefern überhaupt Strukturähnlichkeiten des Organes bei nahen Verwandten sich konstatieren lassen und ob man für die einzelnen Ordnungen gemeinsame charakteristische Merkmale feststellen kann. Diese Frage läßt sich nur teilweise bejahen, allerdings kommen ja hier in den einzelnen untersuchten Ordnungen Tiere in Betracht, die in offenbar sehr verschiedenem Grade verwandt sind, wie etwa Igel, Maulwurf und Spitzmaus, im anderen Falle sind wir schwer imstande uns über den Grad der Verwandtschaft zu orientieren, wie bei den 3 geschilderten Lemuren.

Bei den Insectivoren müssen wir geradezu nach gemeinsamen Merkmalen suchen, auffällige Arteigenheiten, wie das Hervortreten des Netzapparates und der Sphäre im Mark, finden sich ausschließlich beim Igel, nicht bei den anderen Insectivoren. Als einziges gemeinsames Merkmal wäre die relative Fettarmut der Rindenelemente, die ich für Talpa und Igel als ziemlich konstant bezeichnen kann, anzusehen. Anders verhalten sich die verschiedenen untersuchten Primaten, insbesondere die Affen. Die Rinde zeigt bei Lemuren, Neu- und Altweltaffen, Anthropoiden und Mensch ziemlich hochgradige Aehnlichkeit, während das Mark bei den einzelnen Lemuren und Neuweltaffen sowohl von dem ihrer näheren Verwandten, als von dem der anderen Primaten sich verschieden zeigt. Dagegen weisen die verschiedenen Anthropoiden untereinander sehr große Uebereinstimmung im Bau des Organes auf, wie ja in den verschiedensten Organen dieser menschlichen Verwandten sich eine hochgradige Verwandtschaft ausspricht, wie ich es an anderem Orte ausführlich für das Gehörlabyrinth der Anthropoiden geschildert habe und wie es nach meiner Erfahrung auch für die Netzhaut gilt, so daß die genannten Gewebe beispielsweise des Orang, des Gorilla und des Menschen ohne genaue Analyse auf dem Querschnitt gewiß verwechselt werden können. Sogar gewisse zelluläre Eigenheiten sind dem Gibbon und dem Schimpanse gemeinsam, welche sich sonst bei den übrigen Tieren nicht vorfinden.

Vergleichen wir das Organ der verschiedenen Anthropoiden, so finden wir eine Aehnlichkeit mit den niederen Affen beim Hylobates in bezug auf Faltung und Markentwicklung. Menschenähnlicher ist der Schimpanse, besitzt aber etwas weniger ausgeprägte Faltung der Rinde und ein voluminöseres Mark, durchaus menschenähnlich ist Gorilla und Orang, wobei dies sich auch auf die makroskopischen Verhältnisse bezieht. Auch Lage und Anordnung des Markes ist beim Orang, Gorilla und beim Menschen, von der absoluten Größe abgesehen, zum verwechseln ähnlich.

Viel weniger Aehnlichkeit in den charakteristischen Eigenschaften zeigen die Carnivoren, am allerwenigsten die Nagetiere untereinander. War es doch das verschiedene Verhalten der Nebenniere der Angehörigen dieser Ordnung, das mich anfänglich zu dieser Untersuchung bestimmt hat. Wir finden tatsächlich, wie aus den Einzelschilderungen hervorgeht, gerade bei dieser Tierordnung sehr viele Eigentümlichkeiten bei einer Art, die sich bei anderen Arten von Nagetieren nicht wiederholen.

Auch bei den Carnivoren sind im Bau des Organes sehr weitgehende Artunterschiede vorhanden. Es tritt in der Rinde der Hunde so besonders deutlich die eigenartige Anordnung der Glomerulosaelemente hervor, die wir bei den meisten anderen Carnivoren vermissen und gar das Organ des Mungo hat nicht die geringste Aehnlichkeit mit dem anderer Carnivoren.

Als ein gemeinsames Merkmal kann bei den Nagern das Auftreten der Corps sidérophils bezeichnet werden, welche so besonders prägnant bei Cavia, Coelogenys Paca (nach Da Costa) und bei Arctomys hervortreten. Der Versuch, zwischen gewissen physiologischen Gemeinsamkeiten von Tieren verschiedener Ordnungen, wie etwa Pflanzennahrung, gemischte Nahrung, reine Fleischnahrung mit dem Bau der Nebenniere einen Zusammenhang zu konstruieren, dürfte wohl negativ ausfallen. In dieser Hinsicht könnte man nur sagen, daß die maximalen Grade des Fettgehaltes in der Rinde so ziemlich nur bei reinen Pflanzenfressern gefunden werden, und daß die Gruppe der Insektenfresser relativ fettarm erscheint, aber auch in dieser Hinsicht finden sich Ausnahmen, wie etwa Tragulus und Arctomys unter den Pflanzenfressern.

Mitosen der Rindenzellen sind bei Marsupialiern sehr häufig, bei Rodentien nur an einzelnen Vertretern häufig zu finden, ebenso

bei Carnivoren, seltener sind sie bei Ungulaten, Chiropteren, Prosimiern und Primaten, äußerst selten bei Insectivoren.

Es ist außerordentlich gewagt, irgendwelche Schlüsse aus diesen Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten zu ziehen, da wir ja auch bezüglich anderer Organsysteme noch über zu wenig Daten verfügen, wenn auch einzelne Hinweise darauf existieren, daß auch diese Organe vorläufig unerklärbare, spezifische Baueigentümlichkeiten besitzen, wie etwa die allein dastehende, sonderbare Form der physiologischen Exkavation des Opticuseintrittes bei Spermophilus, die bisher bei anderen Tieren nicht nachgewiesen wurde.

Die physiologisch-anatomische Wertung der einzelnen Anteile der Nebenniere wurde bisher hauptsächlich auf Grund von Untersuchungen des Organs bei einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Tiertypen gegeben, ein Umstand der leicht Anlaß zu Mißdeutungen geben kann. Erst die vergleichend-anatomische und insbesondere auch die genaue embryologische Untersuchung hat unsere Untersuchungen auf eine plausible Grundlage gestellt. So erscheint es wohl heute ganz ausgeschlossen, daß jemand direkt die Elemente des Marks von solchen der Rinde ableiten könnte, oder gar einen gemeinsamen Ursprung beider annehmen könnte, wie es früher irrtümlich von einzelnen Autoren versucht wurde (Fuhrmann usw.). Alle diese Fragen lassen sich mit viel größerer Sicherheit beurteilen, wenn wir die mannigfachen Varianten, die die Gewebe bei den verschiedensten Vertretern der Säugetiere zeigen, kennen gelernt haben. Wir sind davor gewarnt von Vorkommnissen bei einer Tierart allgemeine Schlüsse zu ziehen. Was vor allem das Verhältnis von Mark und Rinde betrifft, so finden wir bei den verschiedensten Säugern als Beweis des getrennten Ursprungs von der eigentlichen Nebenniere durch mehr minder große Zwischenräume getrennte Rinden- und Markpartien als Paraganglien und Beizwischennieren ausgebildet. Die Einschließung von Markteilen in der Rinde und von Rindenteilen im Mark darf auch als weitverbreitet und durch das embryonale Geschehen als ohne weiteres erklärbar betrachtet werden. Dabei finden sich auch Fälle von nur teilweiser Umschließung der Marksubstanz durch die Rindensubstanz. In sehr wechselnder Weise ist auch die Vereinigung oder Trennung der beiden Anteile ausgebildet, indem manchmal wie bei Dasypus und Felis pardus eine sehr vollständige Trennung durch Entwicklung einer sehr kräf-

tigen und ganz kontinuierlichen Bindegewebskapsel durchgeführt erscheint, in der Mehrzahl der Fälle dagegen eine innige Verquickung der beiden Anteile ohne Ausbildung einer wesentlichen trennenden Bindegewebsschicht vorhanden ist. Ob es sich bei solchen Tieren um ein ähnliches Vorkommnis handelt, wie beim Menschen, wo das Auftreten einer bindegewebigen Markkapsel gefunden wurde, die während der postembryonalen im ersten Lebensjahre sich abspielenden Entwicklung der Marksubstanz wieder verschwindet, oder ob von vornherein der innige Kontakt besteht, das wird man erst beurteilen können, wenn man für eine größere Anzahl von Tieren die entsprechenden embryologischen Daten besitzen wird. Für Dasypus, Tamandua, Pardus wenigstens scheint, da in erwachsenen Exemplaren die Markkapsel die gleiche auffallende Ausbildung zeigte, der Zustand ein definitiver zu sein. Auch ältere Mäuse zeigen solche Bilder. Was die Beurteilung der histologischen Bilder in einer größeren Reihe von vergleichend anatomischen Objekten betrifft, so ist es natürlich wie erwähnt ausgeschlossen, daß man mit voller Sicherheit zwischen artspezifischen Merkmalen und verschiedenen durch Zustände des ganzen Organismus, wie Ernährungszustand, Brunst, allfällige pathologische Veränderungen bedingte Abweichungen im Bau unterscheidet. Wir sind deshalb gezwungen, bei der Beurteilung unserer Befunde die Erfahrungen, die wir an einigen Tiertypen über die Beeinflussung des histologischen Bildes durch diverse Umstände gewonnen haben, bis auf weiteres als auch bei anderen Tiertypen gültig zu betrachten. Wir dürfen deshalb allfällige Besonderheiten im Bau eines Organes so lange als artspezifische betrachten, als wir nicht bei einem anderen Tier derartige morphologische Erscheinungen als vorübergehend und als Ausdruck physiologischer Zustände konstatiert haben. So dürfen wir beispielsweise ganz bestimmt die Ausbildung der Schichtung in der Rinde als artspezifisch betrachten, da wir keinen Anhaltspunkt haben, daß eine deutliche Schichtung oder eine mangelhafte Unterscheidbarkeit von Schichten durch physiologische Zustände, volle Entwicklung des Individuums vorausgesetzt, bewirkt werden können.

Die Tatsache hingegen, daß sich fast durchwegs in der Rinde 3 erkennbare Zonen von Zellarten finden, die gewisse einigermaßen konstante Charaktere aufweisen, berechtigt zu dem Schlusse, daß wir in diesen 3 Zellarten 3 morphologisch verschiedene Apparate sehen, welche miteinander in einem genetischen Zusammen-

hange stehen, von denen man aber doch vermuten kann, daß sie, da ja konstant die 3 verschiedenen Zelltypen vorhanden sind, jede eine bestimmte physiologische Funktion besitzen. Die von Sézary ausgesprochene Meinung, daß die einzelnen Schichten gegebenenfalles, wohl nur in pathologischen Fällen, einander vertreten könnten, ist mit dieser Anschauung nicht unvereinbar.

Fast immer trifft man, wenigstens stellenweise, in der Glomerulosa oder Fasciculosa Elemente, welche außerordentlich viele, sehr kleine und gleichmäßig verteilte Lipoidtröpfchen enthalten. Bei der Beurteilung der physiologischen Dignität solcher Zellen muß man bedenken, daß auf diese Weise eine größere Oberflächenwirkung zwischen dem Lipoid und dem übrigen Zellprotoplasma einerseits und auch in den oberflächlichen Partien der Zelle und den die Blut- und Lymphbahn passierenden Stoffen andererseits, ermöglicht wird. Diese Wechselwirkung wäre als verringert zu betrachten, wenn, wie bei Ueberfüllung der Zelle mit Fett (Cholesterinmast), in pathologischen Fällen große Fettropfen erscheinen. Man darf also in dieser Einrichtung einen physiologisch wichtigen Mechanismus vermuten.

Die physiologische Tätigkeit der Rinde kann ceteris paribus um so intensiver angesehen werden, je schmaler die Rindenzylinder und je enger deshalb das Kapillarnetz ist, da ja alle Wechselwirkungen zwischen Parenchym und Blut von diesem abhängig sind. Das gilt ebenfalls von der Anordnung der Elemente in der Marksubstanz.

Es ist nicht die Aufgabe einer morphologischen Betrachtung, die Physiologie eines Organes festzustellen. Trotzdem möchte ich mit Hinblick auf das reichliche Material, das untersucht wurde, betonen, daß die anatomischen Ergebnisse es als wahrscheinlich erscheinen lassen, daß die von einigen Autoren angenommene entgiftende Wirkung der Rinde auf Substanzen, die im Blut zirkulieren, ähnlich wie bei der Leber besteht, und daß hierzu die mit feinverteilten Lipoiden den Kapillaren dicht anliegenden Zellen der Rinde als besonders geeignete Apparate erscheinen. Man kann ferner in Uebereinstimmung mit den Anschauungen von Poll eine Wechselwirkung zwischen Mark und Rinde, durch die Gefäße vermittelt, annehmen, neben der aber noch eine zweite, durch direkte zelluläre Beziehung denkbar ist, die je nach dem Verhalten der Markrindengrenze gefördert oder eingeschränkt werden muß. Die Produktion eines geformten Sekretes

von seiten der Rinde scheint nach allem Gesehenen unwahrscheinlich. Es dürfte wenn überhaupt ein Sekret gebildet wird, dieses in Form von im Blute sofort sich lösenden Substanzen ausgeschieden werden, die vielleicht teilweise bestimmt sind, mit den Zellen des Marks in Wechselwirkung zu treten. Nicht nur die Gefäße, sondern auch die Achsenzylinder der Sympathicusfasern können Substanzen aus dem Marke fortführen. Die Funktion des Marks muß durchaus nicht mit der Produktion des Ardenalins erschöpft sein, wenn man auch sagen muß, daß die anatomischen Verhältnisse und die Beziehungen der Zellen zu den Blutgefäßen für eine andere etwa entgiftende Wirkung im Mark nicht günstig erscheint, während sie bei den übrigen Paraganglien infolge der reichlicheren Kapillarversorgung eher denkbar wäre. Da wir in beiden Anteilen der Nebenniere Zellzerfallserscheinungen gelegentlich wahrnehmen, muß ihre Sekretion als endokrinholokrin bezeichnet werden, wobei die holokrine Komponente, je nach der Tierart, nicht überall oder vielleicht nur zeitweise nachzuweisen wäre. Was die Beziehungen zum Nervensystem betrifft, sei auf den speziellen Abschnitt hingewiesen.

Auf der Suche nach der F u n k t i o n der Nebenniere hat man das Organ in einen Zusammenhang mit den verschiedensten Funktionen und Zuständen des Gesamtkörpers wie der einzelnen Organsysteme gebracht, ohne zu recht befriedigenden Erklärungen zu gelangen. Nahrungsaufnahme und Inanition scheinen ohne Einfluß auf das histologische Bild, Muskelanstrengungen sollen das Bild verändern, doch widersprechen sich diesbezüglich die Angaben der Untersucher stark. Die Korrelation mit dem Vorhandensein und der Funktion anderer Drüsen mit innerer Sekretion (Pankreas, Ovarium, Hoden und Thyreoidea) hat auch nicht zu eindeutigen Resultaten geführt, und die Angabe von Babes, daß Adrenalininjektionen zu riesigen Hypertrophien der Rinde führen, ist in der Literatur meines Wissens vereinzelt geblieben, ich konnte sie im Versuch bei Maus und Meerschweinchen nicht bestätigen.

Während wir durch die physiologische Beobachtung bisher hauptsächlich auf eine Beziehung der Nebenniere zur Tätigkeit des Geschlechtsapparates hingewiesen werden, und sich vielleicht die Vermutung aussprechen läßt, daß sich speziell b e i T i e r e n m i t r e l a t i v z u r G r ö ß e b e s o n d e r s l a n g e r T r a g z e i t r e g e U m s e t z u n g s v o r g ä n g e i m O r g a n e vor-

finden, sind es hauptsächlich Beobachtungen, die in das Gebiet der Pathologie fallen, welche auch auf einen Zusammenhang mit anderen Organsystemen uns hinweisen müssen. Vor allem lenken eine große Anzahl von Beobachtungen und auch schon von experimentellen Untersuchungen (Meirowski, Königstein), abgesehen von den altbekannten Beobachtungen bei der Addisonschen Krankheit, darauf unsere Aufmerksamkeit, daß auch zum Hautorgan Beziehungen bestehen. Es kann sich, da die einen Beobachtungen auf die Pigmentierung, die anderen auf gesteigerte Haarbildung hinweisen, um ziemlich komplizierte, vielleicht nicht leicht analysierbare Einflüsse handeln. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß gewisse Unterschiede im Bau des Organs von kurz- und langhaarigen Rassen derselben Art, von verschieden pigmentierten Individuen, Albinos, bei genauer Analyse zu finden wären, wofür die Untersuchung bei verschiedenen Hunderassen, die allerdings an Tieren gleichen Geschlechts und Alters vorgenommen werden müßte, mir noch keine sicheren Anhaltspunkte ergeben hat.

Am besten noch stimmen die zahlreichen Angaben überein, die das Organ mit dem Sexualapparat in Beziehung bringen, und sie sind so zahlreich und von so verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend (Bortz, Ciulla, Creighton, Etienne und Rémy, Guyesse, Feodossiew, Janosik, Kolde, Kolmer, Marassini, Robinson, Raineri, Sambalino, Schenk, Sternberg, Thumin, Verdozzi und Zanfrognini), daß diese Beziehung nunmehr wohl außer Zweifel steht. Man darf annehmen, daß bei zyklischem Ablauf der Brunst bei beiden Geschlechtern ein beim männlichen Geschlecht geringeres, beim weiblichen stärkeres Wachstum mit Neubildung von Zellen eintritt, daß beim Weibchen die Vergrößerung während der Gravidität besteht, am Schwangerschaftsende und kurz nachher bis in die erste Zeit der Laktation hinein Zellzerfalls- und Regenerationsvorgänge einsetzen, nach Ablauf der Reproduktionsperiode sich eine Größenabnahme des Organes, die sich bei beiden Geschlechtern sehr langsam vollzieht, abspielt. Die rasche Wiederholung dieser Vorgänge, wie sie bei Nagern vorkommt, führt zu dauernder geringer Vergrößerung des Organes, die wir bei älteren Tieren finden. Es scheint dies gelegentlich zu extremen Geschlechts-Unterschieden zu führen, wie ich es jüngst bei Fiber cibethicus gefunden habe.

Verzeichnis der Abbildungen auf Tafeln (I—IV).

Photographische Abbildungen:

(Bei verschiedenen Bildabständen zwischen 25 und 50 cm mit Zeiß Projektionsokular bei 4 facher oder Complanatokular von Winkel bei 8 facher Okularvergrößerung aufgenommen.)

Abb. 26. L e m u r c a t t a. Fasciculosazellen mit Lipoidtropfen gefüllt, mit der deutlichen Sphäre und dem Diplosom. Zeiß 3 mm, Proj.Oc. 4.

„ 27. V i v e r r a m a l a c c e n s i s. Mitose in der Fasciculosa, die Protoplasmaeinschnürung im Dyasterstadium deutlich. Zeiß 2 mm, Proj.Oc. 4.

„ 28. Kanälchensystem in der Gegend der Sphäre, in Fasciculosazellen von P r o c y o n l o t o r. Vergröß. wie 27.

„ 29. A r c t o m y s m a r m o t t a. Partie der Fasciculosa mit Sphären und „Corps sidérophils" in den Zellen. 4 mm, Proj.Oc. 4. 40 cm Bildabstand.

„ 30. D a s s. Details einer Zelle, die Sphäre neben dem Kern von dunklen Körnchen umgeben, zu Seiten des Kernes „Corps sidérophils. 2 mm, Proj.Oc. 4,50 cm Bildabstand.

„ 31. H o m o f o e t u s überlebend durchspült. Zellen der Fasciculosa, das Diplosom in der Sphäre im Zentrum der Zelle umgeben von Sekretkörnchen und dem Kern. 2 mm, 1,40. Ap. Proj.Oc. 4. 50 cm Bildabstand.

„ 32. E l e p h a s i n d i c u s. Zelle der Reticularis mit Sphäre. Vergröß. wie 41.

„ 33. H y l o b a t e s s y n d a c t y l u s. Stäbchenförmiges Diplosom im Raum der Sphäre von Sekretkörnchen umgeben, in Zelle der Reticularis. Vergröß. wie 34.

„ 34. Ringförmige Ausbildung von „Corps sidérophils" in Reticulariselementen von S p e r m o p h i l u s. 3 mm, Proj.Oc. 4.

„ 35. S p h ä r e S c h i m p a n s e. 2 mm, Proj.Oc. 4.

„ 36. D i d e l p h y s d o r s i g e r a. Zwei 4 kernige Zellen in der Reticularis. 4 mm, Proj.Oc. 4.

„ 37. S p e r m o p h i l u s c i t i l l u s. Zylinderförmige Markzellen, 4 mm, Oc. 4.

„ 38. T a l p a. Geblähte Nucleolen in den Markzellen. 4 mm, Compl. 4, 50 cm Bildabstand.

„ 39. M u s t e l a f o i n a. Markzellen mit Sphären. Zeiß 2 mm, Proj.-Oc. 4.

„ 40. D a s y p u s s e p t e m c i n c t u s. Hohlraum im Mark 8 mm, Proj. Oc. 4.

„ 41. C a v i a, Mark, Zeiß. 2 mm. Proj.Oc. 4, kreisrunde Kerne.

„ 42. A t e l e s h y p o x a n t h u s. Markballen, ovale Kerne. Zeiß 4 mm, Proj.Oc. 4.

„ 43. N a s u a r u f a. Markballen mit ovalen Kernen. 8 mm, Proj.Oc. 4.

„ 44. C y n o s c e p h a l u s h a m a d r y a s Markzellen mit amitotischen Figuren. Zeiß 2 mm. Proj.Oc. 4.

„ 45. L e m u r m a c a c o. Markstränge aus zylindrischen Elementen bestehend. Zeiß. 3 mm. Proj.Oc. 4.

„ 46. L e m u r c a t t a. Markelemente mit Sphäre, genau gleiche Vergröß. wie 45. Man beachte die großen Unterschiede gegenüber 45.

Abb. 47. E r i n a c e u s. Markballen mit Sphäre, Netzapparat und umscheidetem Bindegewebsbalken. Zeiß 2 mm. Proj.Oc. 4.
„ 48. E r i n a c e u s. Markzelle mit Sphäre und amitotischer Kerndurchschnürung, 2 mm. Proj.Oc. 4,50 cm Bildabstand.
„ 49. E r i n a c e u s. Markzellen mit degenerierenden Kernen. Zeiß 2 mm. Proj.Oc. 4.

Abbildungen auf Tafel IV.

Mit Abbés Zeichenapparat auf der Höhe des Objekttisches entworfen.

Abb. 50. N a s u a r u f a. Hohlräume in der Glomerulosa mit zerfallenden Zellen. Zeiß 3 mm. Oc. 6.
„ 51. D i d e l p h y s d o r s i g e r a. Kern einer Fasciculosazelle, Prophase. Zeiß 1,5 mm. Oc. 12.
„ 52. H o m o. Zelle der Reticularis mit Diplosom und Sphäre sowie Pigmentkörnchen, 32jähriger Mann. Zeiß 3 mm. Oc. 8.
„ 53. I g e l. Markzelle, neben dem Kern ein zweiter zerfallender Kern auf der einen Seite, auf der anderen die Sphäre mit dem Netzapparat. Zeiß 3 mm. Oc. 4.
„ 54. C a v i a. Markzelle, Netzapparat und Keulen. Cajals Uran-Silbermethode. 2 mm. Oc. 18.
„ 55. M e t a c h i r u s o p o s s u m. Zellen der Reticularis mit sichelförmigen Corps sidérophils. Zeiß 3 mm. Oc. 6.
„ 56. M e l u r s u s u r s i n u s. Zellen der Reticularis mit stäbchenförmigen Einschlüssen. Vergröß. wie 55.
„ 57. H o m o F o e t u s. Beginn des 5. Lunarmonats, Zelle der Fascicularis, das Diplosom mit der Sphäre steht in der Mitte eines aus groben Granulis und dem Kern gebildeten Kreises. Neben dem Kern ein feines stäbchenförmiges Gebilde unbekannter Natur (Trophospongium?). Zeiß 2 mm. Oc. 18.
„ 58. C a v i a. Markzelle mit Netzapparat, Uran-Silbermethode Cajal. Vergröß. wie 57.
„ 59. E r i n a c e u s. Markzellengruppe mit amitotischen Kernzerschnürungserscheinungen und Sphären. 3 mm. Oc. 6.
„ 60. C a v i a. Markzellengruppe mit Keulen in mehreren Zellen durch Fäden miteinander verbunden. Molybdän-Hämatoxylin. 3 mm. Oc. 8.
„ 61 C a v i a, Gruppe von Glomerulosaelementen mit Netzapparat, Uranmethode. 2 mm. Oc. 6.
„ 62. E r i n a c e u s. Markzelle, neben dem Kern Diplosom vom Hof und der Sphäre umgeben, außen die Querschnitte des Netzapparates. Ein Bindegewebszug, in die Zelle einschneidend, berührt den Netzapparat. 2 mm. Oc. 18.
„ 63. M u s t e l a f o i n a. Vergrößerte Nucleolen in Markzellen. 3 mm. Oc. 6.
„ 64. C a v i a. Markzellengruppe mit Netzapparaten und Keulen. Uran Methode. 3 mm. Oc. 6.

Abb. 65. Pteropus medius. Markzellengruppe mit Sphären. Wie 64.
„ 66. Cavia. Markzelle, Sphäre umgeben vom Netzapparat neben dem Kern. Cajals Uran-Silbermethode. 2 mm. Oc. 18.
„ 67. Homo. Neugeboren, Lamellenkörperchen an der Rindenmarkgrenze. Cajals Silbermethode mit Vorfixierung in ammoniakalischem Alkohol. 3 mm. Oc. 6.
„ 68. Cavia. Verteilung der Nervenbündel und der einzelnen marklosen Fasern im Mark, daneben die Keulen. Gleiche Methodik. 2 mm. Oc. 6.
„ 69. Igel. Marklose Faser, die eine geschlossene Schlinge zwischen den Markzellen bildet. Methode und Vergröß. wie 68.
„ 70. Cavia. Verlauf und Verzweigung einzelner Nervenfasern im Mark. Gleiche Methodik und Vergröß. wie 68.
„ 71. Igel. Verteilung der marklosen Fasern in einem Markballen. Vergröß. wie 70.
„ 72. Cavia. Oesenförmige Endigung einer marklosen Faser an einer Ganglienzelle. Methodik wie 67, 2 mm. Oc. 18.
„ 73. Cavia. Viele ösenförmige Endigungen auf der Oberfläche einer etwas geschrumpften Ganglienzelle. 2 mm. Oc. 6.
„ 74. Homo Foetus. 3 Monat „Monster"-Zelle der Rindenanlage. Zeiß 3 mm. Oc. 6.
„ 75. Homo, Erwachsener. Durch Uransilber geschwärzte Bindegewebszellen der Fascicularis. Zeiß 5 mm. Oc. 6.

Literatur.

Abelous, Soulié et Toujean, Sur la Formation de l'adrénaline par les glandes surrénales. C. R. Soc. Biol. T. 58. 12. 1905.

Dies., Sur l'origine de l'adrénaline. Ibid. 58, 13. 1905.

Aichel, Vorläufige Mitteilung über die Nebennierenentwicklung der Säuger und die Entstehung der accessorischen Nebennieren des Menschen. Anat. Anz. Bd. 8. 1900.

Aichel O., Ueber die Entwicklung der Nebennieren bei Selachiern und über eine neue Homologie der Nebennieren in der Wirbeltierreihe. Erlangen, Berichte, H. 31, S. 86, 1899.

Alexander, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Zieglers Berichte 11, 1892.

Alezais, Contribution à l'étude de la capsule surrénale du cobaye. Arch. de Phys. 1898.

Arnold, Ein Beitrag zu dem feineren Studium und dem Chemismus der Nebennieren. Virchows Arch. Bd. 35, 1866.

Asher, Die innere Sekretion der Nebenniere und deren Innervation. Zentr. f. Phys. 1910. — Zeitschr. f. Biol. Bd. 58, S. 274.

Askanazy, Kommen in den Zellkomplexen der Nebennierenrinde drüsenartige Lumina vor? Berl. klin. Woch. 1908.
Athanasiu et Gradinesco, Les capsules surrénales et les échanges entre le sang et les tissus. Compt. rendus. Acad. 149, 1909.
Atkinson, The early develópement of the circulation in the suprarenal of the rabbit. Anat. Anz. 19, S. 610, 1901.
Babes, Observations sur la graisse surrénale. C. R. Acad. Soc. Paris 1907.
Ders., Les Rapports entre la graisse, le pigment et les formations cristallines dans les capsules surrénales. C. rend. Soc. Biol. 64, p. 83, 1908.
Ders. et Jonesco, C. R. Soc. Biol. 65.
Barbera et Bicci, Contributo istologico alla conoscenza delle modificazioni, che il digiuno apporta negli elementi anatomici di varii organi e tessuti dell' economia animale, capsule surrenali. Bollet. Soc. med. Bologna, 7. Mai 1900.
Bardier et Bonne, Modifications produites dans la structure des surrénales par la tétanisation des muscles. C. R. Soc. Biol. 55, II., p. 355, 1903.
Dies., Notes sur les modifications produites dans la structure des surrénales par la tétanisation musculaire. Journ. Anat. Phys. 39, p. 296, 1903.
Baroncini et Baretta, Richerche histologique sulle modificazioni delli Organe nei Mammiferi hibernanti. Riforma medica 17, 1901.
Beckmann, Die Lumina in den Zellkomplexen der Nebenniere und ihre Genese. Beitr. zur path. Anat., Bd. 60, S. 139, 1915.
Bernard et Bigart, Quelques détails de la structure des glandes surrénales du cobaye décélé par l'acide osmique. Bulletin et mém. Soc. Anat. 8, 1902.
Dies., Sur les réactions histologiques générales des Surrénales à certaines influences experimentelles. C. R. Soc. Biol. 54, 1902, p. 1219.
Dies., Études anatomiques et pathologiques des capsules surrénales dans quelques intoxications experimentales. Journ. Phys. et Path. géner. 4, 1902.
Dies., Note sur la Graisse des Capsules surrénales de l'homme. Bull. et Mémoires. Soc. Anat. 1902.
Dies., Réaction histologique des Surrénales au Surmenage musculaire. C. R. Soc. Biol. 37. T. 69, 1902.
Dies. et L'Abbé, Sur la sécretion de Lécithine dans la Capsule surrénale. C. R. Soc. Biol. 3. T., 55, 1903.
Biedl, Innere Sekretion. III. Aufl. 1916.
Ders. und Wiesel, Ueber die funktionelle Bedeutung der Nebenorgane des Sympathicus und der chromaffinen Zellgruppen. Pflügers Arch. 91, 1902.
Bonnamour, Recherches histologiques sur la sécretion des capsules surrénales. C. R. Ass. anat. Montpellier 1902.
Ders., Études histologiques des phenomènes de sécretion de la capsule surrénale chez les mammiferes. Thèse Lyon 1905.
Borberg, Die innere Sekretion des chromaffinen Systems. Diss. Kopenh. 1911., Das chomaffine Gewebe. Skand. Arch. 28, 1912.

Bortz, Nebennieren und Geschlechtscharakter. Arch. f. Cynäk. 88, S. 445.

Brunn, Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwicklungsgeschichte der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. 8, S. 618, 1872.

Ders., Ueber das Vorkommen organischer Muskelfasern in den Nebennieren. Nachr. der kön. Ges. der Wiss. Göttingen, S. 421, 1873.

Carlier, Note on the structure of the suprarenal body. Anat. Anz. 8, 1893.

Castellani, Nebennierenstützgewebe. Monit. zool. ital. 18, p. 158.

Cevidali, Sur la fonction des capsules surrénales durant la vie fétale. Arch. ital. de Biol. 56, p. 260, 1911.

Chiari, Zur Kenntnis der akzessorischen Nebennieren des Menschen. Zeitsch. f. Heilk. 5, 1884.

Christiani, Role préponderant de la substance médullaire des capsules surrénales dans la fonction de ces glandes. Comptes rendus Soc. Biol. 34, 1902.

Ciaccio, Sopra i canaliculi die secrezione nelle capsule soprarenali. Anat. Anz. 22, 1903.

Ders., Richerche sui processi di secrezione cellulare nelle capsule surrenali delle vertebrati. Anat. Anz. N. 23, 1903.

Ders., Sui Charatteri citologici e microchimici delle cellule chromaffine. Anat. Anz. 24, 1903.

Ders., Sur la fine structure et sur les fonctions des capsules surrénales des vertebrés. Arch. ital. de Biologie 43, p. 17, 1905.

Ders., Sui Processi secretori della corteccia surrenale. Anat. Anz. 28, 1906.

Ders., Rapporti istogenetici tra il simpatico e le cellule chromaffine. Arch. ital. di Anat. Vol. 5, F. 2, p. 256, 1906.

Ders., Sur la secretion de la couche médullaire de la surrénale. C. R. Soc. Biol. 1906.

Ders., Sur la topographie de l'adrénaline. C. R. Soc. Biol., 60, 1906.

Ders., Contributo alla distribuzione e a la Physiopathologia cellulare dei lipoidi. Arch f. Zellforsch. 5, 1910.

Ciovini, Le capsule surrenali nella fatica. Lavoro N. 5, N. 7.

Ciulla, Gli Organi a secrezione interna nella Gravidanza e nel puerperio. Palermo 1909.

Colson, Histogenèse et structure de la capsule surrénale adulte. Arch. de Biol. 25, 1910.

Comolli, Struttura e Histologia del connetivo del corpo surrenale. Arch. ital. di Anat. et Embr. 11.

Da Costa, Note sur le noyau des cellules glandulaires. Bull. Soc. Port. Sc. Nat. 1907.

Ders., Sur l'histophysiologie des glandes surrénales. Arch. de Biol. 28.

Ders., Sur la significations des corps sidérophils de Guyesse chez les cellules cortico surrénales. Anat. Anz. 1907.

Ders., Sobre algunos pormenores de estructura da capsula soprarenal dos mammiferos. Medicina contemporanea 13—25, 1904.

Ders., Cellulas Chromafinas et Adrenalin. Revista sinthetica politechnica 1905.

Ders., La Méthode de R. y Cajal. a l'argent réduit et les glandes. C. R. 15, Congr. int. de Médecine 1906.

Ders., Glandulas soprarenales e suas homologas. Lisboa 1905.

Comolli, Intorno al tessuto di Sostegno del corpo surrenale. Mon. Zool. ital. 18).

Ders., Ricerche histologiche sull' interrenale dei teleostei. Arch. ital. Anat. Embr. 11, 1913.

Ders., Studio citologico sui corpi surrenali. Pavia Tip. legat. 1912.

Creighton, Points of resemblance between the suprarenal bodies of the horse and dog and certain occasional structures in the ovary. Proc. Royal Soc. 26, 1877.

Ders., A theory of the homology of the suprarenals. Journ. of Anat. and Phys. 13, 1878.

Cybulski, Ueber die Funktion der Nebennieren. Wien. med. Woch. 1896.

Dagonet, Beiträge zur path. Anat. der Nebenniere des Menschen. Z. f. Heilk. Prag 1880.

Delamare, Recherches sur la sénescence des capsules surrénales. C. R. Soc. Biol. p. 1433, 1904.

Dewitzky, Beiträge zur Histol. der Nebennieren des Menschen. Ziegl. Beitr. 52, 1912.

Diamare, Sulla Morphologia della capsula surrenale. Anat. Anz. 1899.

Ders., Metaplasia e imagini di secrezione nelle capsule suprarenali. Arch. Zool. 1, p. 12, 1903.

Di Mattei, Sulle fibre musculare liscie delle capsule surrenale allo stato normale. Journ. Anat. di Torino 1886.

Ders., Ancora sulle imagini di secrezione e sulle inclusioni cellulari nelle capsule surrenali. Anat. Anz. 26, 1905.

Disse, Die Nebennieren in K. v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. 7, p. 162, 1902.

Dogiel, Die Nervenendigungen in den Nebennieren der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anatomie, 1894.

Dostoiewsky, Zur mikr. Anatomie der Nebennieren. Diss. Russ. Petersbg. 1884. Arch. f. mikr. Anat. 27, 1886.

Dreyer, On secretory nerves to the soprarenal capsules. Amer. Jour. of Phys. 2, 1899.

Duclos, Contributions a l'étude des capsules surrénales, dans la race nègre Revue gener. de clinique et Therapeuth. Paris 1890.

Eberth, Die Nebennieren, Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, 1870.

v. Ebner, Köllikers Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl., Bd. 3, 1889.

Ecker, Der feinere Bau der Nebenniere. Braunschweig 1846.

Ders., Recherches sur la Structure intime des Corps surrénaux. Annales Soc. Nat. 1847.

Elliott, The control by the splanchnic nerves of adrenalin secretion. Journ. of Phys. 43, 1911 and Journ. of Phys. 44, 1912, p. 374.
Ders. and Armour, The development of the Cortex in the human soprarenal gland. and its condition in hemicephaly. Journ. of pathology and Bact. 15, 1911.
Ders. and Tuckett, Cortex and Medulla in the suprarenal Glands. Journ. of. Phys. 34, p. 332, 1906.
Erlanger, Les capsules surrénales. Thèse de Paris 1902.
Etienne et Rémy, Influence sur la géstation des éxtraits surrénalins et mamaires chez la lapine. C. R. Soc. Biol. 72, p. 119.
Federici, Su alcuni particolari caratteri del grasso continuto nelle cellule delle capsule surrenale. Lo Sperimentale 1903.
Ders., Contributo alle conoscenze della struttura delle Capsule surrenale e delle alterazione consecutive alle infenzioni experimentali. Ibid. 1904.
Félicine, Beitrag zur Anatomie der Nebenniere. Anat. Anz. 22, p. 152, 1903.
Ders., Ueber die Beziehungen zwischen dem Blutgefäßsystem und den Zellen der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. 63, S. 283, 1903 und Diss. Bern 1905.
Feodossiew, Hypertrophie der Nebennieren nach Entfernung der Eierstöcke. Russky Wratsch. 5, p. 135, 1906. Ref. Bioch. Centralbl. 2, S. 160.
Ferreira de Mira, Del. influence des glandes surrenales sur la croissance. Bull. soc. port. 6. 1913.
Flint, The bloodvessels, Angiogenesis, Organogenesis, Reticulum and Histology of the adrenal. John Hopkins hospital revue. IX, 1900.
Ders., Reticulum of the adrenal. Anat. Anz. 16, 1899.
Font, Les neoplasies des capsules surrénales et la doctrine du dualisme surrenal. Thèse Montpellier, 1912.
Fuhrmann, Der feinere Bau der Nebenniere des Meerschweinchens. Anat. Anz. 24, S. 606, 1904 und Z. f. wiss. Zool. 78, S. 522, 1905.
Fusari, Osservazioni sulle terminazioni nervose e sullo sviluppo delle capsule surrenali. Rendic. dell' Academia dei Lincei. 6, p. 250, 1890 und Arch. Ital. de Biol. 16, p. 262, 1891.
Ders., Contribuzioni allo studio dello sviluppo delle capsule surrenali e del simpatico nell pollo e nei mammiferi. Arch. p. le science mediche 16, p. 14, 1892 und Arch. ital. Biol. 18, p. 161, 1893.
Ders., Sullo sviluppo delle Capsule surrenali. Accad. di sience med. e nat. Ferrara 1893.
Ganfini, Alcune particolarita morphologique e topografiche delle glandule soprarenali del uomo. Arch. ital. d'Anat. 4, F. 1, p. 63, 1905.
Georgopulos, Beziehungen zwischen Parathyreoidea und chromaffinem System. Zeitschr. f. kl. Med. 75, p. 411, 1912.
Gérard, Recherches sur la forme et la situation des capsules surrénales chez l'homme. Bull. et mém. Soc. Anat. Paris 86, p. 213.
Ders., Sur la morphologie des capsules surrénales chez l'homme. C. R. Soc. Biol. 73, p. 595.

Ders., Sur la morphologie des veines intrinsèques des capsules surrénales de l'homme. C. R. Soc. Biol. 73, p. 386.

Ders., Sur un cas de solidarité arterielle entre le rein et la surrénale gauche chez l'homme. Bibl. anat. 24.

Gessard, Sur le pigment des capsules surrénales. C. R. Acad. Soc. 138, 1904.

Giacomini, Sulle terminazioni nervose nelle capsuli surrenali degli uccelli. Rend. Acad. dei fisiocr. di Siena Nov. 1897. Arch. ital. di Biol. 29, p. 482, 1898.

Goldschmidt, Materialien zu einer Monographie über Nebennieren und Nebennierentherapie. Diss. Halle 1904.

Goldzieher, Die Nebennieren. Wiesbaden 1911.

Gottschau, Ueber die Nebennieren der Säugetiere und des Menschen. Sitzb. phys. med. Ges. Würzburg, p. 454, 1882.

Ders., Struktur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. f. Anat. und Phys., S. 412, 1883.

Ders., Ueber die Nebennieren der Säugetiere. Biol. Centr. 3, S. 565, 1883.

Günther, Die Nebennieren. Handb. der vergl. mikr. Anatomie von Ellenberger, 1906.

Grandry, Sur la structure de la capsule surrénale. J. d. l'Anat. et Phys. 4, 1867.

Grynfeltt, Les organes chromaffines. Montpellier med. 1903 und Note histologique sur la capsule surrenale des amphibiens. Journ. Anat. et Phys. 40, p. 180, 1904.

Ders., Sur la présance de granulations spécifiques dans les Cellules chromaffines de Kohn. C. R. Soc. Anat. Liège 1903.

Guarnieri et Magini, Études sur la fine structure de la capsule surrénale. Arch. ital. de Biol. 10, 1888.

Guyesse, La capsule surrénale chez la femelle du cobaye en gestation. C. R. Soc. Biol. 51, p. 898, 1899.

Ders., La capsule surrénale du cobaye. J. Anat. et Phys. 37, 1901. Thèse Paris 1901.

Haberer und Stoerk, Beitrag zur Marksekretion der Nebenniere. Wien. klin. Woch. 9, S. 305 und 338, 1908.

Harley, The histology of the soprarenal capsules. Lancet 1858.

Henle, Ueber das Gewebe der Nebennieren und der Hypophyse. Zeitschr. rat. Med. 1865.

Herrmann, Ueber das Vorkommen und die Veränderungen von Myelinsubstanzen in der Nebenniere. Arb. pathol. Inst. Tübingen 1906.

Holm, Ueber die nervösen Elemente in den Nebennieren. Sitzb. Acad. Wien 53, 1866.

Holmgren, Ueber die Saftkanälchen der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. Anat. Anz. 22, S. 8, 1903.

Ders., Weitere Mitteilungen über die Trophospongienkanälchen der Nebenniere vom Igel. Ebenda. S. 470, 1903.

Ders., Ueber Trophospongien. Acad. Wiss. Stockholm 1914.

Houssay, La Morphologie dynamique. Collection de Morph. dyn. 1910. Libr. scientifique.

Hueck, Münch. Med. 1911, S. 2588.

Hultgren, Bemerkungen zu der Arbeit Olaf Scheels über Nebennieren. Virch. Arch. 143, S. 551, 1908.

Ders. und Anderson, Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebenniere. Scand. Arch. f. Phys. 9, S. 73, 1899.

Husnot, Recherches sur l'évolution histologique de la glande surrénale chez l'homme. Paris 1908.

Inaba Massamaro, Notes on the developement of the suprarenal bodies in the mouse. J. of Coll. of sc. imp. Univ. Japan 6, p. 215, 1891.

Janosik, Correlations fonctionelles entre les surrénales et les glandes genitales. Arch. de Biol. 1913.

Joesten, Der feinere Bau der Nebennieren. Arch. f. phys. Heilk. 5, 1864.

Kawamura, Die Cholesterinverfettung. Jena 1911 (siehe Biedl, III. Aufl. 1916).

Kawashima, Zur Kenntnis der Rindensubstanz der Nebenniere. Biochem. Zeitschr. 28, S. 233, 1910.

Kern, Ueber den Umbau der Nebennieren im extrauterinen Leben. D. med. Woch. 21, S. 971, 1911.

Kingsbury, The terme chromaffine system and the nature of the chromaffine reaction. Anat. Record. 5, p. 11, 1911.

Kölliker, Ueber die Nerven der Nebennieren. Verh. deut. Nat. und Aerzte, S. 363, 1894.

Königstein, Ueber die Beziehung gestörter Pigmentbildung zu den Nebennieren. Wien. klin. Wochenschrift 23, S. 616.

Kohn, Ueber die Nebenniere. Prag. med. Woch. S. 194, 1988.

Ders., Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz. 15, S. 393, 1899.

Ders., Chromaffine Zellen, chromaffine Organe, Paraganglien. Prag. med. Woch. 1902.

Ders., Das chromaffine Gewebe. Allg. Wien. Med. Z. 1903.

Ders., Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie der Wirbeltiernebenniere im Allgemeinen. Arch. f. mikr. Anat. 53, 1898.

Ders., Das chromaffine Gewebe. Ergebn. der Anat. 12, 1902.

Ders., Die Blutgefäßdrüsen. Prag. med. Woch. 1903.

Kolde, Veränderungen der Nebenniere bei Schwangerschaft und nach Kastration. Arch. für Gyn. B. 99, S. 272, 1913.

Kolmer, Ueber einige durch Ramon y Cajals Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anz. 48, 1916.

Ders., Ueber die Fixation ganzer Tiere. Ebenda. Bd. 42, 1912.

Ders., Beziehungen von Nebenniere und Geschlechtsfunktion. Pflügers Arch. 144.

Ders., Zur Histologie der Nebenniere. Phys. Zentralbl. 29, Nr. 4, 1914.

Krylow, Experimentelle Studien über Nebennierenrinde. Beitr. path. Anat. 581, 1914.

Kumita, Parenchymatöse Nebennieren-Lymphbahnen. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1901, S. 321.

Labzine, De la régeneration des Glandes surrénales. C. R. Soc. Biol. 11, p. 319.

Legnail-Lavastine, Application de l'impregnation argentique de Cajal à l'étude histochimique de la céllule médullo-surrénale. C. R. Soc. Biol. 57, p. 661, 1905.

Ders., Structure des Céllules nerveuses de la substance médullaire de la surrénale humaine. Ibid. p. 697, 1906, p. 331, 1905.

Ders., Note sur la médullaire surrénale normale du lapin. Bull. Soc. Anat. Paris 7, 1905.

Landau, Zur Entwicklung der Nebennierenrinde. Deutsche med. Woch. 39.

Ders., Die Nebennierenrinde. Jena, Fischer, 1916.

Ders., Nebenniere und Fettstoffwechsel. D. med. Woch. 1913, Nr. 12.

Ders., Gefäße der Nebenniere. Int. Mon. f. Anat. u. Phys. 24, S. 431, 1908.

Ders., Zur Morphologie der Nebenniere. Protokolle der Nat. Ges. Dorpat 1901. Allrussisch. Vers. der Nat. und Aerzte Petersb. 1901 und Sitzber. der Nat. Ges. Jurjeff, 1905.

Lariboisiere, Recherches organometriques en fonction du Régime alimentaire sur les oiseaux. Collect. de morph. dynamique Paris. Librairie scient. 1910.

Launois, Travaux récents sur l'anatomie fine des capsules surrénales particulièrement en ce que concerne la céllule chromaffine. Bibl. medicinale 7, p. 265, 1905.

Lecaillon, Sur les Céllules intersticielles du tésticule de la taupe considerées au dehors de la période de réproduction. C. R. Soc. Biol. 66, p. 599, 1909.

Lejeune, Les capsules surrénales. Thèse, Bordeaux 1911.

Lepinois, Études sur le Chromogène des Capsules surrénales et sur l'origine de la coloration rouge que ces glandes prennent au contact de l'air. C. R. Soc. Biol. 1899.

Levandowsky, Zur Frage der inneren Sekretion von Nebenniere und Niere. Zeitschr. klin. Med. 37, 1899.

Levi, Variationen der Nebennierengefäße. Arch. ital. di Anat. et Embr. 8, p. 35.

Lichtwitz, Ueber Wanderung des Adrenalins im Nerven. Arch. f. ex. Path. und Pharmakolog. 58, S. 221, 1908.

Lockwood, Upon the presence of adrenal structures in the inguinal canal. J. of. Anat. and. Phys., p. 79, 1899.

Lodi, Sur un cas de germes abérrants des capsules surrénales dans les ovaires. Arch. ital. de Biol. 27, p. 486, 1902.

Lucksch, Das histologische und funktionelle Verhalten der Nebennieren beim hungernden Kaninchen. Arch. f. exp. Path. und Pharm. 65, 1911.

Luna, La morphologia delle ghiandole soprarenali dell' uomo nelle varie fasi del loro sviluppo. Anat. Anz. 33, p. 383, 1908.

Ders., Lo sviluppo delle Arterie surrenali nell' uomo. Anat. Anz. 35, 1910, p. 767.

Magnus, Ueber das anatomische Verhalten der Nebennieren, der Thyreoidea, Thymus und des Sympathicus bei Hemicephalen. Diss. Königsberg 1889.

Manasse, Ueber die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und dem venösen Kreislauf. Virch. Arch. 135, 1894.

Marassini, Contrib. à l'étude de la structure et de la fonction des capsules surrénales. Arch. ital. Biol. 46, p. 73, 1906.

Ders., Sopra le modificazioni, che si hanno nelle capsule surrenali in rapporto con alcune variazioni della funzione genitale e della funzione renale. Sperimentale 60, p. 197, 1906.

Ders., Sopra la minuta struttura di varie Elementi delle capsule soprarenali e sul loro probabile valore funzionale. Monit. zoolog. Ital. 17, p. 42, 1906.

Marenghi, Sull' esportatione delle capsule surrenali in alcuni Mammiferi. Rend. dell' instituto Lombardo 2, 36, p. 543, 1903. Ref. Biochem. Zentr. 1903.

Marshall, On the ovarian factor concerned in the recurrence of oestrus. Proceed. Phys. Soc. 18, 11, 1911. J. of Phys. 43, 1911.

Ders., The male generative cycle in the hedgehog with experiments on the functional correlation between the essential and accessory sexual organs. J. of Phys. 43, 1911.

Martini, Sur un cas d'absence congénitale des capsules surrénales. C. R. Ac. Sc. 43, p. 1052.

Martinotti, Contribution à l'étude des capsules surrénales. J. della reg. Acad. di Med. di Torino, 15, p. 299, 1892. Arch. ital. Biol. 17, p. 284, 1892.

Ders., Sur les altérations des Capsules Surrénales consécutives à l'occlusion des veines centrales respectives. Arch. ital. Biol. 49, p. 236, 1908.

Di Mattei, Sulle Fibre muscolari liscie delle capsule surrenali allo stato normale e pathologico e sull' adenoma di questi organi. J. Acad. di medicina di Torino, p. 322, 1886.

Meirowski, Ueber experimentelle Farbstoffbildung in der Nebenniere. Zentr. f. Phys. und path. Anat. 21, 1910.

Ders., Ueber den Zusammenhang zwischen Hautorgan und Nebenniere. Münch. med. Woch. 19, 1911.

Mende, Ein Beitrag zur Anatomie der menschlichen Nebenniere. Diss. Königsberg 1902.

Meyer, Accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Verhl. der Ges. für Gyn. u. Geb. Berlin, S. 315 und 542, 1898.

Ders., Mulon und Schäffer, Contribution à la microchimie des surrénales. Recherches sur les surrénales du cheval. C. R. Soc. Biol. 73, p. 313. Recherches sur les surrénales du Mouton, p. 315, Ibid.

Michael, Zum Vorkommen der akzessorischen Nebennieren. Arch. f. klin. Chirurgie 43, 1888.

Minervini, Des Capsules surrénales. Developpement, Structure, fonction. Journ. de l'anatomie et phys. 1904.

Minot, Morphology of the suprarenal capsules. Proc. of Am. Ass. f. the advancement of sc. 34, 1885.

Ders., On a hitherto unrecognized form of blood-circulation without capillaries in the organs of Vertebrata. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist. 29, p. 185, 1900.

Mitsukuri, On the developement of the suprarenal bodies in mammalia. Quart. journ. of micr. sc. 22, p. 17, 1882.

Moers, Ueber den feineren Bau der Nebenniere. Virch. Arch. 29, p. 336, 1864.

Moore and Purrinton, On the absense of the actif principle and chromogene of the suprarenal gland in the human embryo and in the child at birth. Americ. J. of Phys. 1900.

Morano, Studio sulle capsule surrenali. Napoli 1870.

Moschini, Contributo alla fina anatomia delle capsule soprarenali. Boll. Soc. Med.-Chir. Pavia 1906.

Ders., Sulla questione del pigmento delle capsule soprarenali. Atti Soc, Ital. di Patologia 1901.

Ders., Studio sulla capsula soprarenale. Atti fondazione Cagnola. Milano. Vol. 21, 176.

Mühlmann, Zur Histologie der Nebenniere. Virch. Arch. 146, 1896.

Mulon, Note sur la constitution du corps cellulaire des cellules dites spongieuses des capsules surrénales du cobaye et du chien. C. R. Soc. Biol. 54, p. 1310, 1900.

Ders., Excrétion des capsules surrénales du cobaye dans les vaissaux sanguins. Ibid. 54, p. 1540, 1902.

Ders., Spécificité de la réaction chromaffine des glandes adrénalogènes. Ibid. 56, p. 113, 1904.

Ders., Graisse internucléaire dans les surrénales des mammifères. C. Rend. Ac. Sc. 129, 1904.

Ders., Les glandes hypertensives et organes chromaffines. Arch. gen. med. 52, 1904.

Ders., Sur la couche gérminative de la corticale des surrénales chez le cobaye. C. R. Soc. Biol. 57, p. 592, 1905.

Ders., Evolution de la corticale surrénale du cobaye avec l'age de l'animal. Ibid. 57, p. 337, 1905.

Ders., Sur la réaction osmique de la médullaire des surrénales. Ibid. p. 757. Sur le pigment des capsules surrénales. Bibl. Anat. 14, p. 177, 1905. Ibid. p. 223, 1905 p. 239.

Ders., Parallèle entre le corps jaune et la corticosurrénale chez le cobaye. C. R. Soc. Biol. 61, p. 292, 1906.

Ders., Sur certaines Cellules des corps jaunes chez le cobaye. Ibid. p. 615, 1906.

Ders., Importance fonctionelle du pigment dans la surrénale. C. R. Soc. Biol. 62, p. 905.

Ders., Sur la corticale surrénale des téléosteins. C. R. Soc. Biol. 75, 702.

Ders., Apparato reticulare et mitochondries dans la surrénale du herrisson. Ibid. 268.

Ders., Processus cytologique de la sécretion éxaminé sur pièces fraiches ou pièces d'autopsie dans la médullaire surrénale. C. R. Soc. Biol. 75, 1913.

Ders., Note sur la localisation de la lécithine dans les Capsules surrénales du cobaye. C. R. Soc. Biol. 55, 1902.

Ders., Note sur une réaction colorante de la graisse de la capsule surrénale du cobaye. Ibid. 1903.

Ders., Réaction de Vulpian au niveau des Corps surrénaux des plagiostomes. C. R. Soc. Biol. 1903.

Ders., Sur une Réaction de l'adrenaline „in Vitro". Ibid. 1904.

Ders., Specificité de la Réaction Chromaffine des Glandes adrénalogènes Ibid.

Ders., Action de l'acide osmique sur les graisses. Bibliogr. Anat. 1904.

Ders., Note sur la cellule à corps sidérophils de la surrénale chez la cobaye. Bibl. Anat. 1906.

Ders., Sur la couche gérminative de la corticale surrénale. C. R. Soc. Biol. 59, 1905.

Ders., Sur une sécretion lipoide nouvelle de la glande intersticielle ovarienne. Ibid. 69, 1910.

Ders., Cristaux de pigment dans les surrénales. Bibl. Anat. 16, F. 4, 1907.

Ders., La méthode des Mitochondries de Benda appliquè à la corticale surrénale du cobaye. C. R. Soc. Biol. 68, p. 103, 1910.

Ders., Sur les Mitochondries de la surrénale Substance corticale, Couche graisseuse du cobaye. Ibid. p. 872. 1910.

Ders., Les Mitochondries surrénales. Subst. medull. Ibid. p. 917, 1910.

Ders., Un processus de secrétion interne dans la corticale surrénale. Ibid. 70, p. 642, 1911.

Ders., Note sur la réaction colorante de la graisse des capsules surrénales du cobaye. C. R. Soz. Biol. 55, p. 594, 1913.

Ders., Divisions nucleaires et role germinatif de la couche glomérulaire des capsules surrénales du cobaye. C. R. Soc. Biol. 55, p. 594, 1913.

Ders., Mode de formation du pigment dans la corticale surrénale. C. R. Soc. Biol. 1912.

Nicola et Bonnamour, Cariocinese dans la surrénale du lapin rabique. C. R. Soc. Biol. p. 213, 1903.

Niskubina, Sur la structure du corps jaune pendant et après la géstation. Cr. Soc. Biol. 65, p. 67, 1908.

Ders., Recherches expérimentales sur la fonction du corps jaune pendant la géstation. Ibid. p. 769. 1908.

Niosi, Beziehungen der Nebenniere zu Geschwülsten (Chorionepitheliom) Virchows Arch. 1907.

Pappenheim, Ueber den Bau der Nebenniere. Archiv f. Anat. u. Phys. 1840.

Paraudi, Dell' innesto della capsula surrenale fetale. Sperimentale 58, p. 47, 1904.

Ders., Sull iperplasia e ipertrofia del paraganglio surrénale del' uomo. Arch. per le sc. mediche. 34, 1910 und Boll. Ac. Reg. Genova. 25, 1910.

Parisot et Harter, Lésion des capsules surrénales consecutives à des alterations experimentales du rein et du foie. C. R. Soc. Biol. 63. p. 821, 1907.

Pawlow, Ueber den Bau der Nebenniere. Annales de l'Univ. de Kharkoff, 1910.

Pellegrino, Sopra una particolare disposizione della sostanze midollare della capsula surrenale. Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. 18, 1904.

Ders., La storia e la bibliographia delle capsule surrenali. Tommasi 1906.

Ders., La capsula surrenale del bue. Tommasi 35, 36, 1906.

Pende, L'alteratione delle capsule surrenali in seguito alla resezione dei plessi coeliaco e splancnico. Policlinico 1903.

Ders., Pathologia dell' apparecchio surrenale e degli organi parasympathici 1909.

Pensa, Sopra una fina particolarita di struttura di alcune cellule delle capsule soprarenali. Soc. med.-chir. Pavia 24, 1899.

Pettit, Recherches sur les capsules surrenales und J. d. Anat. et phys. 1896. C. R. Soc. Biol. 32, p. 369 et Thèse de Paris.

Pfaundler, Zur Anatomie der Nebennieren. Sitzb. der Akad. Wien 101, S. 518.

Pilat, Der intracelluläre Netzapparat in den Epithelzellen der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. 1912.

Pilliet, Études histologiques sur les altérations séniles de la rate, du corps thyroide et des capsules surrénales. Arch. de med. éxperiment. et anat. path. 5, 1893.

Plecnik, Zur Histologie der Nebenniere des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 60, S. 414, 1902.

Poll, Allgem. zur Entwicklungsgeschichte der Zwischenniere. Anat. Anz. 1904.

Ders., Die Entwicklung der Nebennierensysteme. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte 1904.

Ders., Nebenniere. Enzyklop. d. mikr. Technik S. 920, 1903.

Ders., Die Biologie der Nebennierensysteme. Berl. klin. Wochenschr. 46, S. 1973 und 1886, 1904.

Ders., und Sommer, Ueber phaeochrome Zellen im Zentralnervensystem. Verh. phys. Gesellsch. Berlin, S. 77, 1903.

Ponomarew, Ueber den Ursprung der Fettsubstanzen in der Nebenniere. Beitr. path. Anat. 58, 1914.

Rabl, Die Entwicklung und Struktur der Nebenniere bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. 38, S. 492, 1891.

Raineri, Le capsule surrenali in rapporto all' ovariotomia, all' ovariectomia, all' ovarioisterctomia e all' isterectomia. Folia ginecolog und Ann. di ostetr. e ginec. 30, 1908. Berl. klin. Woch. 1900.

Rauber, Zur feineren Struktur der Nebenniere. Inaug.-Diss. Berlin 1881.

Ravitz, Étude anatomo-clin. des capsules surrénales. Thèse Lyon 1912.

Raymond, Vaissaux et ganglions sympatiques de la capsule surrénale. Bull. et mém. Soc. Anat. Paris 79, 1904.
Renaut, Capsules surrénales. Traité d'histologie pratique.
Renner, Die Innervation der Nebenniere. D. Arch. f. klin. Med. 1914, 114, S. 473.
Ricker, Zur Histologie der in der Nebenniere gelegenen Nebennierenteile. Diss. Jena 1896.
Robinson, Nouveaux arguments en faveur de l'action des glandes surrénales sur la détermination des sexes. Compt. rend. Ac. 153, p. 1206, 1911.
Rosenheim, On the lipoids of the adrenals. J. of. Phys. 38, 1909.
Roud, Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bull. de la Soc. vaudoise Lausanne 1903, 38.
Sabrazès et Husnot, Tissu interstitiel, macrophages et céllules à l'engrais des capsules surrénales chez l'homme et les animaux. Gazette hebd. Bordeaux 1907.
Dies., Tissu interstitiel des glandes surrénales. Folia hämatol. 4, 1907.
Salvioli et Pezzolini, Sur le différent mode d'agir des éxtraits médullaires et corticales des capsules surrénales. Arch. Ital. de Biol. 37, p. 380, 1902.
Dies., Contrib. à l'étude de la fonction des capsules surrénales. Ibid. 37, p. 390.
Sambalino, Le capsule surrenali in gravidanza e puerperio. Annali ostetric e ginecol. 32, p. 399.
Schäfer, On the present condition of our knowledge regarding the functions of the suprarenal capsules. Brit. med. Journ. 1908, p. 1277 und 1346.
Scheel, Ueber Nebennieren, Sekretkörnchen, Oedem, Gewicht. Virch. Arch. 192, 1908.
Schenk, Ueber die Veränderungen der Nebennieren nach Castration. Beitr. z. klin. Chir. 67, S. 316 und Fortschritte der Med. 28, S. 655, 1910.
Ders., Castration und Adrenalingehalt der Nebenniere. Arch. f. exp. Path. 64, S. 36, 1911.
Schirokogoroff, Sur l'action phagocitaire des capsules surrénales. C. R. Soc. Biol. 65, p. 300.
v. Schuhmacher, Beitr. z. Kenntnis des Baues und der Funktion der Lamellenkörperchen. A. f. mikr. A. 77, S. 157.
Sézary, Structure métatypique de la corticale des surrénales. C. R. Soc. Biol. 65, p. 430 et Semaine méd. 1913 (Nebennierenfunktion und Muskelfunktion).
Snessareff, Ueber das Stroma der Nebennierenrinde. Arch. f. mikr. Anat. 82, S. 408.
Solger, Nebenniere, in Zuelzers Handbuch der Harn- und Sexualorgane 1894.
Soulié, Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale chez quelques mammifères. C. R. de l'assoc. des Anat. 4 Sess. Montpellier 1902.

Ders., Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertébrés superieurs. J. Anat. et Phys. und Thèse de Paris 1903.

Ders., Sur le développement de la Substanze médullaire de la capsule surrénale chez quelques mammifères. C. R. Ass. Anat. 5 Sess. 63, Liège 1903.

Srdinko, Ueber Bau und Entwicklung der Nebenniere des Frosches. Sitzb. Acad. Prag 1898.

Ders., Bau und Entwicklung der Nebennieren bei den Anuren. Anat. Anz. 18, S. 500, 1900.

Ders., Beitrag zur vergl. Anatomie und Embryologie der Nebenniere. 1903.

Ders., Eine sichere Methode zur Differenzierung der Rinden- und Markelemente in der Nebenniere, besonders bei Säugetieren und Menschen. Anat. Anz. 26, 1905.

Ders., Ueber Nebennierengefäße. Bull. de l'Acad. de Bohéme. 1905.

Starkel und Wegrzinowski, Beitrag zur Histologie der Nebenniere bei Föten und Kindern. Arch. für Anat. und Phys. Anat. Abt. 1910.

Stecksen, Befund von Adenomknötchen an Nebennieren und von accessorischen Nebennieren bei Erwachsenen. Arb. path. Inst. Tübingen 3, 1901.

Stilling, Note sur l'hypertrophie compensatrice des Capsules Surrénales. Rev. Medic. 9, 459, 1888.

Ders., Zur Anatomie der Nebennieren. 2. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. 52, S. 176, 1898.

Ders., Zur Anatomie der Nebennieren. Virch. Arch. 109, 1887.

Ders., Chromophile Zellen und Körperchen des Sympathicus. Anat. Anz. 15, 1899.

Störk, Beiträge zur normalen Histologie der Nebennierenrinde: Gibt es eine Lumenbildung an den Rindenzellenverbänden. Wien. klin. Woch. 16, 1908.

Ders., und v. Haberer, Beitrag zur Morphologie des Nebennierenmarkes. Arch. f. mikr. Anat. 72, S. 481, 1908.

Supino, Sur la Physiopathologie des capsules surrénales. Arch. ital. Biol. 18, 1893.

Symonowicz, Die Funktion der Nebennieren. Pflügers Arch. 64, 1886.

Tandler und Grosz, Ueber Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. Arch. f. Entwicklungsmech. 33, S. 297, 1911. Arch. f. Entwicklungsmech. 35, S. 132, 1912.

Tandler, Die histol. Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913.

Taruffi, Sulla struttura delle capsule soprarenali. Bollet. delle. Sc. med. Bologna 1866.

Thomas, Zur Histologie der Säuglingsnebenniere; Ueber Nebennierenveränderungen. D. med. Woch. 1911, Nr. 5.

Ders., Ueber die Nebenniere des Kindes und ihre Veränderungen bei Infektionskrankheiten. Zieglers Beitr. 50, S. 283, 1911.

Thumin, Geschlechtscharaktere und Nebenniere in Korrelation. Berl. klin. Woch. S. 103. 1909.

Tiroloix, Fonction des capsules surrénales. Bulletin Soc. Anatomique 1892, p. 267 und Zentr. f. allg. Path. 5, S. 87.

Tizzoni, Physiologie et Pathologie des capsules surrénales. Arch. ital. Biol. 5, 1874.

Tscheboksaroff, Sur les Nerfs sécréteurs des surrénales. Russki Wratsch. 8, p. 873, 1909. Ref. J. de path. et phys. 11, p. 962.

Ders., Ueber sekretorische Nerven der Nebenniere. Pflügers Arch. 137, S. 59, 1910.

Valenti, Sullo sviluppo delle capsule surrenale nel' pollo ed in alcuni mammiferi. Atti della Soc. toscana 10, Pisa 1889 und Acad. med. et chir. Perugia 1894.

Vassale e Zanfrognini, Sulli effetti dello svuotamento della substanza midollare delle capsule surrenali. Soc. med. Chir. Modena, 1903.

Dies., Sull' processo di secrezione dell'Apparato capsulare. Lo Sperimentale. 1903.

Dies., Sur l'éxportation de la Substance médullaire des capsules surrénales. Arch. ital. Biol. 38, S. 175. 1902.

Vénule und Dimitrowsky, Ueber das Verhalten des chromaffinen Gewebes der Nebenniere beim Hungern und unter dem Einfluß von Jodkali. Arch. f. exper. Path. und Pharm. 63, S. 460, 1910.

Verdozzi, Ghiandole a secrezione interna ed allattamento. Arch. di Farm., 1915, p. 442.

Vialleton, Anatomie des Capsules surrénales. Montpellier médical, 1898.

Vincent, Contribution to the comparative anatomy and histology of the suprarenal capsules, the suprarenal bodies in the fishes and their relation to the so called head Kidney. Trans. zool. Soc. 14, p. 44, 1895.

Ders., The comparative physiology of the suprarenal capsules. Proc. Royal. Soc. London 61, p. 64, 1897.

Ders., Discussion of some points in connection wich the soprarenal glands, cortical and medullar. J. of Anat. and Phys. 38. p. 34, 1903.

Ders., Comparative histology of the soprarenal capsules. Intern. Mon. Anat. und Phys. 15, p. 98, 1898.

Ders., The carotid Glands of Mammals an its relations to the soprarenal capsules, some remarks upon internal Secretion and the Physiology of the latter organs. Anat. Ant. 18, 1900.

Ders., The suprarenal Capsules in the lower vertebrates. Proc. of the Biringh. nat. Soc. 1896.

Watson, A note of the adrenal gland of the Rabbit. J. of. Physiology 35, 1907.

Wiesel, Ueber die Entwicklung der Nebenniere des Schweines insbesondere der Marksubstanz. Anat. Hefte 16, S. 117, 1900.

Ders., Zur Entwicklung der menschlichen Nebenniere. Zentr. f. Phys. 15, S. 614, 1902.

Ders., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der menschlichen Nebenniere. Anat. Hefte. 19, S. 481, 1902.

White, On the so called fatty degeneration of the adrenals. J. of Pathol. 1908.

Wueldon, On the suprarenal bodies of the vertebrates Quart. J. of. micr. Science 24, p. 17, 1884.

Zander, Ueber funktionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu den anderen Organen, speziell zum Gehirn. Zieglers Beiträge 7, S. 489, 1890.

Zanfrognini, Sulla funzione del paraganglio surrenale in Gravidanza. Congr. ostetrico e ginec. 1910.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Lemberg.)

Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen.

Untersuchungen an Embryonen von Limnaeus stagnalis L. Mollusca.

Mit Tafel V und VI.

Von

Prof. Dr. **Jan Hirschler.**

Universität Lemberg.

Inhalt.

1. Tatsachenbestand und Fragenstellung.

Unsere Kenntnisse vom Golgischen Apparate, die durch eine lange Reihe von Tatsachen von Jahr zu Jahr bereichert und vertieft wurden, verdanken wir größtenteils Untersuchungen, welche an den somatischen Zellen jugendlicher oder erwachsener Tiere, also an den Gewebselementen der postembryonalen Lebensperiode angestellt wurden. Anderseits haben sich einige Autoren (Sjövall, Perroncito, Weigl, Hirschler, Cattaneo) für die präembryonalen Vorgänge interessiert und das Verhalten des Golgischen Apparates während der Ovo- und Spermatogenese eingehenden Studien unterzogen. Merkwürdigerweise wurde dagegen, wenn es sich um den Golgischen Apparat handelt, die embryonale Lebensperiode der Tiere nur wenig berücksichtigt, so, daß es

uns heute, auf Grund der vorliegenden Literaturangaben, unmöglich sein würde, zwischen unseren Kenntnissen vom Golgischen Apparate der Geschlechtszellen und den betreffenden Tatsachen, die sich auf die Zellen der postembryonalen Lebensperiode beziehen, eine Brücke zu schlagen und sich wenigstens in den Hauptzügen ein Bild von den Wandlungen des Apparates zu verschaffen, die von den präembryonalen Vorgängen durch die embryonale Lebensperiode zur postembryonalen hinüberführen.

Golgi hat sich zuerst (1900) den embryonalen Zellen zugewendet und mittels seiner Methode den Apparat seines Namens in den Spinalganglienzellen 12—15 cm und 50 cm langer Rindsembryonen nachgewiesen. Hernach hatte Smirnow (1901) das genannte Plasma-Organellum in den Spinalganglienzellen eines 4 monatlichen menschlichen Embryos zur Darstellung gebracht. Im Jahre 1906 erscheint die bekannte Arbeit Sjövalls, die neben anderem, auch über den Golgischen Apparat in den mesodermalen und Spinalganglien-Zellen 4 bis 16 Tage alter Hühnerembryonen handelt. 1911 bringt Biondi eine Arbeit zur Veröffentlichung und beschreibt den Apparat in den Auskleidungszellen des Plexus chorioideus bei Hühnerembryonen, während Marcora in demselben Jahre über den Apparat in den Nervenzellen bei Entenembryonen berichtet. Ein Jahr später (1912) erscheint eine Arbeit Fananas', die sich auf den Apparat in den Zellen der Hühnerembryonen bezieht. Seine Darstellung beginnt mit einem 44 Stunden alten Entwicklungsstadium. 1913 veröffentlicht Berenberg-Gossler die Ergebnisse seiner Untersuchungen über den Golgischen Apparat in den Urgeschlechtszellen und roten Blutkörperchen bei Hühnerembryonen am 3. und 4. Bebrütungstage. 1914 finden wir in der Arbeit Deinekas eine Reihe von Angaben über den Apparat in den Zellen des osteogenen Gewebes bei 8 cm langen Schweins- und 20 cm langen Rindsembryonen. Damit wäre der Ausweis der mir zurzeit bekannten Tatsachen abgeschlossen. Aus ihm ergibt sich folgendes: 1. Sämtliche Angaben, die den Golgischen Apparat der embryonalen Zellen betreffen, beziehen sich auf schon weit in der Entwicklung fortgeschrittene Stadien, in denen es zur Anlage der meisten wichtigeren Organe gekommen ist. 2. Sämtliche Angaben stützen sich auf

Untersuchungen, die nur ausschließlich an Wirbeltierembryonen gemacht wurden. Diese Umstände waren für mich bei der Wahl des Forschungsobjektes ausschlaggebend; es schien mir nämlich interessant und erwünscht, sich eben den allerjüngsten Entwicklungsstadien zuzuwenden und die Untersuchungen an den Embryonen eines wirbellosen Tieres vorzunehmen.

Ueber die Morphologie und Topographie des Golgischen Apparates embryonaler Zellen wissen wir auf Grund der vorliegenden Tatsachen folgendes: In den Spinalganglienzellen älterer Wirbeltierembryonen (Golgi: Rindsembryonen 12—15 cm und 50 cm Länge, Sjövall: Hühnerembryonen vom 4.—5. Brütungstage, Marcora: Entenembryonen vom 3. Brütungstage) gehört der Golgische Apparat dem komplexen Typus an, ist auf einen kleinen Raum beschränkt und dem Zellkerne von der einen Seite angeschmiegt. Golgi beschreibt ihn als ein einfach gebautes, weitmaschiges Netz, welches mit dem Alter der Embryonen an Kompliziertheit gewinnt. Ein ähnliches Verhalten konnte Marcora bei den Entenembryonen beobachten, indem hier der zuerst seitenständige Apparat (3. Bebrütungstag) sich während der weiteren Entwicklung auf ein größeres Plasmaterritorium ausbreitet und am 10. Bebrütungstage fast allseitig den Zellkern umgibt. Bezüglich der Spinalganglienzellen der Hühnerembryonen äußert sich Sjövall folgendermaßen: „Wir sehen hier, wie der Zellkern . . . gegen die eine Peripherie der Zelle verschoben ist, ... wie nach Osmierung zentral im Plasma ein dunkelgefärbter . . . . Ball hervortritt, der unmittelbar an den Kern grenzt und wie dieser dunkelgefärbte Ball teils in eine grauschwarze Grundsubstanz, teils in eine . . . . netzförmig angeordnete Ausdifferenzierung aufgeteilt werden kann, welch letztere . . . . dem Binnenetze . . . . entspricht.“ Sjövall konnte hernach den Golgischen Apparat auch in nichtnervösen embryonalen Zellen zur Darstellung bringen, worüber an einer anderen Stelle folgendes zu lesen ist: „. . . . so lehrt uns . . . . ein flüchtiger Blick auf Präparate vom 4.—5. Tage alten Embryonen . . . . daß osmiumgeschwärzte Netze so zahlreich vorkommen, daß man ganz berechtigt ist, von einer Ubiquität dieser Netze zu sprechen; besonders will ich hervorheben, wie schön sie als intensiv geschwärzte . . . . Bälle . . . . in sämtlichen mesodermalen Zellen zutage treten.“ Während Golgi, Sjövall, Marcora, Biondi, und

Smirnow immer nur komplexe Apparate in den ihrerseits untersuchten Zellen gefunden haben, macht uns Berenberg-Gossler mit einem Falle bekannt, wo in den Urgeschlechtszellen der Hühnerembryonen, vom 3. und 4. Bebrütungstage, der Apparat in diffuser Form auftritt und seine Partikel im ganzen Plasma zerstreut liegen. Die Arbeit Fananas', die mir im Originale leider nicht zugänglich war und deren Inhalt mir nur aus dem Sammelreferate Duesbergs (1914) bekannt ist [1]), scheint unsere Kenntnisse vom Golgischen Apparate embryonaler Zellen ganz erheblich zu erweitern. In den Zellen 44 Stunden alter Hühnerembryonen, in denen es bekannterweise schon zur Anlage der ersten Körpersomite gekommen ist, findet Fananas mittels der Cajalschen Urannitrat-Methode geschwärzte, bazillenförmige Stäbchen, die vollkommen diffus im ganzen Zellenplasma zerstreut sind. Aus ihnen sollen sich während der weiteren Entwicklung Netze aufbauen, die nur einen beschränkten Plasmabezirk einnehmen, in den Epithelien zwischen dem Kerne und der freien Zellenoberfläche, in den Mesenchymzellen an der Basis eines Fortsatzes, in den Nervenzellen an der einen Seite des Kernes zu liegen kommen, hernach aber, bei der zuletzt genannten Zellenart, den Kern allseits umwachsen. Auf Grund seiner Untersuchungen unterscheidet Fananas in der Entwicklung des Apparates zwei Zustände, einen primären diffusen, der den jüngeren Embryonen (Alter 44 Stunden) gemein ist und einen komplexen, für ältere Embryonen charakteristischen, wo er die Form von Netzen annimmt. Zusammenfassend wissen wir somit über den Apparat embryonaler Zellen folgendes: Er gehört sowohl dem diffusen, wie auch dem komplexen Typus an. Ersterer, wo die Apparatelemente in Form von Stäbchen auftreten, ist in den jüngeren Embryonen anzutreffen (Fananas), letzterer, wo der Apparat netzförmig erscheint (Golgi, Smirnow, Sjövall, Marcora u. a.), kommt den älteren Entwicklungsstadien zu, wobei sich die Apparatnetze aus den Apparatstäbchen aufbauen sollen (Fananas). In manchen Zellen älterer Embryonen kann der Apparat auch

[1]) In den „Jahresberichten Schwalbes“ für das Jahr 1912, 1913 und 1914 habe ich kein betreffendes Referat gefunden.

dem diffusen Typus angehören (Berenberg-Gosslers Urgeschlechtszellen). In den Arbeiten Golgis, Smirnows, Sjövalls, Biondis, Marcoras und Berenberg-Gosslers ist nichts zu finden, was auf eine genetische Bez'ehung zwischen den Mitochondrien und dem Golgischen Apparate hindeuten würde. Bezüglich der Arbeit Fananas' sagt Duesberg (1914) „.... daß die Beobachtungen .... über die Embryonenzellen vielmehr im Sinne der Meves-schen Hypothese sprechen", nach welcher eine genetische Beziehung zwischen den beiden genannten Plasmakomponenten vermutet wird.

Im Sinne der Hypothese Meves (1910), zu welcher Duesberg bemerkt (1912), daß „sie ... noch durch keine Tatsache gestützt ist", hat sich hernach Weigl (1912) ausgesprochen: „... es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, daß zwischen diesen zwei Strukturen ein genetischer Zusammenhang existieren könnte, daß also diese Strukturen vielleicht phylogenetisch oder auch ontogenetisch zusammengehören. Einer solchen Annahme können wir nichts entgegenhalten; die Resultate meiner Unternehmungen machen sie eher plausibel." Erheblich weiter ist dann in dieser Richtung Deineka (1914) gegangen, dessen Standpunkt wir am besten mit seinen eigenen Worten wiedergeben: „Infolge des naheliegenden Termins ihrer (das ist der Mitochondrien und des Golgischen Apparates) Fixation, kann zugegeben werden, daß bei der Imprägnation des Chondrioms sich desgleichen auch das Binnennetz imprägniert; wobei es unmöglich ist, vermittelst dieses Verfahrens das Chondriom isoliert zur Darstellung zu bringen. Hinsichtlich der embryonalen Zellen scheint dies tatsächlich vorzuliegen. Die Anhäufung gebogener Chondriokonten, die neben dem Kern in jeder Zelle beobachtet wird (der polare Chondriomabschnitt) entspricht sowohl ihrer Lage als ihrem Bestande nach vollkommen dem Netzapparat der embryonalen Zellen." An einer anderen Stelle ist folgendes zu lesen: „In jungen Zellen stellt der Netzapparat einen Teil des Chondrioms dar (polarer Chondriombezirk), das aus fadenförmigen, miteinander verflochtenen Chondriokonten besteht ..." Diese Worte können wohl nicht anders verstanden werden wie nur so, daß dieser Autor für einen genetischen Zusammenhang zwischen dem Chondriom und dem Apparate eintritt. Es hieß also aus dem Kreise der Vermutungen und angenommenen Möglichkeiten herauszutreten und an einem anderen

Objekte zu prüfen, ob auch dort ein derartiger Zusammenhang während der Embryonalentwicklung besteht, welcher, wenn er tatsächlich vorkommen sollte, vor allem in den noch fast undifferenzierten Zellen der Furchungsstadien zu finden wäre. Die Frage, ob der Apparat und die Mitochondrien eine genetische Beziehung aufweisen, ist gewiß sehr wichtig sowohl für die Mitochondrienlehre wie auch für die Lehre vom Golgischen Apparate, so daß neue Tatsachen, die zu ihrer Klärung beitragen und sie ihrer Lösung näher bringen, jedem für diese Probleme interessierten Fachmanne als erwünscht erscheinen werden.

Das Studium des Apparates embryonaler Zellen ist aber noch aus einem anderen Grunde anziehend: Berenberg-Gossler konnte in den Urgeschlechtszellen der Hühnerembryonen am 3. und 4. Bebrütungstage einen Apparat nachweisen, dessen Topographie er folgendermaßen darstellt: „. . . . die Eigentümlichkeit des Netzapparates, welcher im Vergleiche zu den anderen Embryonalzellen eine außerordentlich starke Ausbildung zeigt und sich sehr häufig . . . in nicht immer zusammenhängende Portionen durch den ganzen Zelleib verteilt, könnte in der Zellgröße . . . und in dem Ausbleiben von Zellteilung ihre Erklärung finden." Eine ähnliche Beziehung zwischen der Tendenz des Apparates, sich auf größere Plasmabezirke oder auch auf das ganze Zellenplasma auszubreiten und zugleich einer gewissen Auflockerung zu unterliegen, und dem allmählichen Altern und Erlöschen der Teilungsfähigkeit in der Zelle, hat hernach auch Deineka auf Grund seiner Untersuchungen an mehrschichtigen Epithelien angenommen. „In der Richtung von den unteren Epithelschichten zu den oberen, nimmt der Netzapparat — wie wir in der Arbeit Deinekas lesen — allmählich an Größe zu und ist bestrebt, statt einer streng polaren Lage, wie sie in den Zellen der Zylinderschicht beobachtet wird, eine zirkumnukleäre Anordnung in den Zellen anzunehmen und wird schließlich in der ganzen Zelle zerstreut. Da sämtliche Zellen aller Schichten des Epithels durch Teilung aus den Zellen der Zylinderschicht entstehen, so kann dieses Bild des Baues der Netzapparate in den verschiedenen Schichten des Epithels als ein Prozeß der Veränderung der Netzapparate mit dem Alter angesehen werden, der in einer allmählichen Auflockerung und einer Anordnung derselben in der ganzen Zelle statt der ursprünglichen polaren besteht." „Die polare Lagerung

des Netzapparates — sagt Deineka an einer anderen Stelle — geht mit dem Alter der Zelle in eine zirkumunkleäre über (Zellen der oberen Schichten des mehrschichtigen Pflasterepithels, die die Teilungsfähigkeit verloren haben). Durch diesen Umstand wird vielleicht die zirkumnukleäre Anordnung des Netzapparates in Nervenzellen Erwachsener erklärt." Im Anschluß an diese Tatsachen habe ich in meiner Asciden-Arbeit auf die Veränderungen hingewiesen, die der Apparat während der Ovogenese bei manchen Tiergruppen (Wirbeltiere — Sjövall, Weigl, Cattaneo, Mollusken — Weigl, Ascidien — Hirschler) durchmacht, wo er in den jüngeren Ovocyten in denen es zu einem mehr oder weniger typisch entwickelten Bukettstadium kommt, welches mancherseits (R. Hertwig u. a.) als eine Vorbereitung zu einer nicht stattfindenden Zellenteilung gedeutet wird, immer dem komplexen Typus angehört und auf einen kleinen Plasmabezirk beschränkt ist, während er beim weiteren Wachstum der Ovocyte, deren Teilungsfähigkeit vor der Kernkopulation nur auf die Entwicklung der Richtungskörperchen beschränkt ist und somit stark abgenommen hat, allmählich in einen diffusen Zustand übergeht und sich im ganzen Zellenplasma verteilt. Zugleich habe ich in der genannten Arbeit auch darauf aufmerksam gemacht, daß in den allerjüngsten weiblichen Geschlechtszellen von Cione, die sich stets immer im Ruhezustande befinden und keine Teilungen durchmachen, aus welchem Grunde sie nicht als Ovogonien sondern als Ovocyten zu bezeichnen sind, der Apparat immer in diffuser Form auftritt. Angesichts aller dieser Tatsachen schien uns die Annahme Berenberg-Gosslers und Deinekas, daß zwischen dem langen Ausbleiben der Zellteilung, beziehungsweise zwischen der Abnahme oder dem Erlöschen der Teilungsfähigkeit der Zelle und der Tendenz des Apparates, sich im gefügten (Nervenzellen erwachsener Wirbeltiere) oder diffusen (ältere, Ovocyten) Zustande auf das ganze Zellenplasma auszubreiten, eine Beziehung besteht, recht plausibel zu sein, eingehalten, daß es sich um Tiergruppen handelt (Wirbeltiere, Ascidien) bei denen in verschiedenen somatischen Zellen erwachsener Individuen der Apparat dem komplexen Typus angehört und einen kleinen Plasmabezirk einnimmt. Allerdings habe ich in der genannten Arbeit einen Fall hervorgehoben, der mir aus eigener Erfahrung bekannt ist, wo in Zellen, nämlich in den Spermatogonien und Ovogonien von Ascaris lumbricoides, welche bekannterweise einige

Teilungen durchmachen, der Apparat immer in diffuser Form auftritt. Dieser Fall konnte aber nicht gegen die Annahme Berenberg-Gosslers und Deinekas verwertet werden, denn es ist zurzeit unbekannt, ob den Ascariden in anderen Zellen überhaupt ein komplexer Apparat zukommt, wobei es auch nicht auszuschließen ist, daß der ganz eigentümliche Substanzaustausch, den diese Parasiten aufweisen, gewisse spezifische Erscheinungen im Verhalten des Apparates verursacht. Es ist nun heutzutage einzig und allein die Arbeit Fananas, die mit der genannten Annahme im Widerspruche steht und die mir beim Niederschreiben meines Ascidien-Studiums, weil in keiner Bibliographie verzeichnet, unbekannt blieb. In dieser Arbeit begegnen wir nun zum ersten Male der Tatsache, daß teilungsfähige Zellen, nämlich Zellen junger Hühnerembryonen einen diffusen Apparat enthalten, während die Zellen älterer Embryonen einen komplexen Apparat besitzen, der bekannterweise auch den meisten Zellenarten erwachsener Wirbeltiere überhaupt gemein ist. Da nun aber Duesberg zu den Angaben Fanana's, die den diffusen Apparat junger Hühnerembryonen betreffen, bemerkt, daß sie „im Sinne der Mevesschen Hypothese sprechen" und mit diesen Worten die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges zwischen den Mitochondrien und dem Golgischen Apparate zugibt, so schien es mir angezeigt der Frage nach der seitens Berenberg-Gossler und hauptsächlich seitens Deineka angenommenen Beziehung, an Hand von Tatsachen, die sich aus dem Studium embryonaler Zellen ergeben würden, nachzugehen.

Das Studium des Golgischen Apparates embryonaler Zellen, vor allem aber der Blastomeren der Furchungsstadien ist geeignet auch noch für eine andere Frage gewisse Aufschlüsse abzugeben. In meiner Ascaris-Arbeit habe ich nämlich die Vermutung ausgesprochen, daß manche Tatsachen es wahrscheinlich machen, im Golgischen Apparate ein Zellenorgan zu erblicken, „welches in dem Substanzaustausche, der zwischen Kern und Plasma besteht und die Kernplasmarelation der Zelle bestimmt, die Rolle eines Vermittlers spielt". Meine Vermutung wurde hernach in den Arbeiten einiger Autoren (Ernst, Arnold, Duesberg, Schreiner) angeführt und seitens Duesberg einer folgenden Kritik unterzogen: „Hirschler nimmt an, daß der Binnenapparat sich in

gewissen Stadien mit Chromidien beladet. Aus dieser Hypothese und aus der perinukleären Lage des Apparates schließt er, daß der Apparat möglicherweise zum Aufrechterhalten der Kernplasmarelation diene. Ich möchte hierzu bemerken, daß die Beladung des Apparates mit Chromidien nicht bewiesen, ferner, daß die perinukleäre Lage des Apparates keine konstante ist.“ Obwohl meine Annahmen „einen hypothetischen Charakter tragen“, worauf ich selbst in meiner Ascaris-Arbeit hingewiesen habe, stützen sie sich dennoch auf gewisse Tatsachen, die für ihre Wahrscheinlichkeit zu sprechen scheinen, die aber seitens Duesberg vielleicht etwas zu wenig gewürdigt wurden. Ich habe nämlich in der genannten Arbeit auf die Untersuchungen Jörgensens über die Ovogenese bei Proteus und auf die Studien Popoffs über die Ovogenese bei Paludina aufmerksam gemacht und hervorgehoben, daß diese Autoren während des Bukettstadiums Chromidien beobachtet haben, die dem Zellkerne von dieser Seite anliegen, gegen welche die freien Enden der Chromosomen gerichtet sind, so daß auf den betreffenden Figuren direkt ein Zusammenhang respektive Kontakt zwischen den Chromidien und den Chromosomen zu sehen ist. Da es wohl keinem Zweifel unterliegen kann, was vielleicht auch Duesberg zugeben wird, daß diese Chromidien, die in Form von zierlichen Netzen (Proteus) oder Fädchen- und Schollenansammlungen (Paludina) auftreten, mit dem Golgischen Apparate identisch sind, welch letzterer uns einen während der ganzen Ovogenese permanenten Plasmakomponenten darstellt, der nicht erst zu einer gewissen Zeit von neuem im Plasma erscheint, so ist selbstverständlich die einzig richtige Deutung der Angaben Jörgensens und Popoffs die, daß wir annehmen, der Golgische Apparat habe eine Metabolie durchgemacht und wahrscheinlich zur Zeit des Bukettstadiums in sich gewisse Substanzen aufgenommen, die auch nach gewöhnlichen Fixiermitteln, ähnlich wie die Chromosomen, färberisch zur Darstellung zu bringen sind. Da nun zwischen dem Apparate und den Chromosomen direkt ein Kontakt auf den Figuren zu sehen ist, woraus eben Jörgensen und Popoff auf eine Chromatinemission geschlossen haben, so wird die Annahme plausibel, daß die seitens des Apparates aufgenommene Substanz dem Zellenkerne entstammt. Würden wir mittels einer mikrochemischen Reaktion imstande sein nachzuweisen, daß die seitens des Golgischen Apparates aufgenommene Substanz einem der Kernkomponenten ent-

spricht, so würde dadurch ein Beweis geführt sein, wie ihn Duesberg fordert, dies aber heutzutage zu fordern, heißt soviel wie Unmögliches zu fordern. Die Frage kann eben nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aufgeklärt werden, deswegen habe ich auch meine Deutung als hypothetisch nicht als beweisend bezeichnet, so daß der Einwand Duesbergs, „die Beladung des Apparates mit Chromidien (sei) nicht bewiesen“, sie gar nicht betreffen kann. Ist aber diese Frage überhaupt nur mit Wahrscheinlichkeit heutzutage aufzuklären, so möchte ich jedenfalls daran festhalten, daß mir meine Deutung wahrscheinlicher als jede andere zu sein scheint. Da nun dieser innige Kontakt zwischen dem Apparate und dem Kerne in wachsenden Ovocyten zu beobachten ist, in welchen die Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas geändert wird und da die Pseudochromosen, die auch Sjövall dem Apparate zurechnete, in den Blastomeren des zweizelligen Furchungs-Stadiums von Vesperugo noctula (Van der Stricht) dieselbe Topographie aufweisen, wobei während der Furchung eine Aenderung der Kernplasmarelation zugunsten der Kernmasse stattfindet (Godlewski, Lams, Conklin, Jennings u. a.), die vollkommen ausgewachsene Säugetier-Ovocyte, aber einen diffusen Apparat aufweist (Weigl), habe ich die Vermutung ausgesprochen, der Apparat führe in wachsenden Ovocyten gewisse Kernsubstanzen dem Plasma, in der Furchungszelle dagegen umgekehrt, dem Kerne gewisse Substanzen aus dem Plasma zu. Sollte also der Einwand Duesbergs, „daß die perinukleäre Lage des Apparates keine konstante ist“, meine Deutung hinfällig machen, so müßte er sich auf Tatsachen stützen, aus denen es hervorgeht, daß eine Aenderung der Kernplasmarelation auch in solchen Zellen stattfindet, wo die Lage des Apparates keine perinukleäre ist. Die Ascariden-Ovognese kann für diese Frage, aus den früher angeführten Gründen, nicht in Betracht kommen, die Angaben Fananas’ beziehen sich auf Zellen älterer Embryonen (44 Stunden), nach erfolgter Anlage der Keimblätter, wo wir über die kernplasmarelatorischen Verhältnisse noch nicht orientiert sind — der Einwand Duesbergs entbehrt somit einer faktischen Basis; zur Zeit als ihn Duesberg erhoben hat (1914), gab es überhaupt keine Tatsachen, die unsere Deutung ungünstig beleuchten könnten. Allerdings scheint mir selbst die Zahl der Tatsachen, die mich zu meiner hypothetischen Annahme veranlaßten, derzeit zu gering zu sein, weswegen ich eben in der

vorliegenden Arbeit über den Apparat der Furchungszellen berichte und die Frage nach der vermuteten Vermittlerrolle des Apparates zwischen Kern und Plasma durch neue Tatsachen beleuchte.

Bei meinen Untersuchungen über den Golgischen Apparat der Furchungszellen bot sich auch zugleich die Gelegenheit, auf die Frage der gegenseitigen Topographie des Apparates und des Zentrosoms einzugehen. Auf diese topographische Beziehung hat bekannterweise Ballowitz zuerst (1900) hingewiesen und im Epithel der Descemetschen Membran eine perizentrosomale Lage des Apparates feststellen können. Hernach wurde dieselbe gegenseitige Topographie der genannten Plasmakomponenten in zahlreichen Fällen beobachtet (Spinalganglienzellen der Hühnerembryonen — Sjövall, Nierenepithel, — Barinetti, Knorpelzellen — Barinetti, Pensa, Plasmazellen — Barinetti, Riesenzellen — Verson, Fananas, Spermatocyten und Ovocyten der Wirbeltiere — Sjövall, Weigl, Terni u. a.) und Berenberg-Gossler macht darauf aufmerksam, daß fast in allen Embryonalzellen seines Objektes der Apparat im Radius vector Heidenhains liegt, woraus sich seine peri-, respektive parazentrosomale Lage ergibt. Nun konnte Fananas in den Zellen 44 Stunden alter Hühnerembryonen einen diffusen Apparat nachweisen, der keine Dittokinese im Sinne Perroncitos während der Zellenmitose durchmacht und überhaupt in keiner topographischen Beziehung zu den Zentrosomen steht. Daraus wäre zu schließen, daß die perizentrosomale Lage des Apparates, inwiefern sie in den Zellen vorkommt, eine sekundäre Erscheinung ist, die erst ällmählich während der Embryonalentwicklung zustande kommt, nachdem in den Zellen Bedingungen geschaffen sind, die dem Apparate erlauben, sich zu konzentrieren und in den komplexen Typus überzugehen, welchen Fananas in den Zellen älterer Hühnerembryonen festgestellt hat. Ueber die Bedingungen, von denen es abhängt, ob der Apparat in komplexer oder diffuser Form in der Zelle auftritt, wissen wir heute fast gar nichts. Für diese Frage hoffe ich nun auch in den Embryonalzellen eine gewisse Klärung zu finden.

2. Material und Technik.

Als Untersuchungsobjekt dienten mir die Embryonen von Limnaeus stagnalis L. Die gallertigen, länglichen und strangförmigen Eiergelege dieser Süßwasser-Schnecke, die entweder im Freien eingesammelt oder den Aquarien entnommen wurden, habe ich mittels einer Schere der Quere nach in kleine Teile zerlegt und hernach der Fixierung unterzogen. Ein Herauspräparieren der Eikaspeln aus der Gallerte und der Embryonen aus dem Eiweiß wurde nicht vorgenommen und erwies sich, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, als unnötig.

Zur Darstellung des Golgischen Apparates bediente ich mich der seitens Weigl empfohlenen Vorfixierung in einem Gemische von Sublimat und Osmiumsäure, welcher dann die definitive Fixierung in reiner Osmiumsäure folgte. Für mein Objekt habe ich dieses Verfahren in einigen Modifikationen zur Anwendung gebracht: Die Vorfixierung wurde in einem Gemisch von gesättigter Sublimatlösung in destilliertem Wasser und 2 % Lösung von Osmiumsäure, zu gleichen Teilen, bei Zimmertemperatur, vorgenommen und dauerte eine, zwei oder drei Stunden. Nach jeder von diesen drei Vorfixierungen wurde das Material, zwecks der Entfernung des Sublimates, eine Stunde lang im fließenden Leitungswasser gehalten und hernach auf eine halbe Stunde mehrmals in erneuertes destilliertes Wasser gebracht. Aus diesem kamen die Objekte auf 12—16 Tage in eine 2 % Osmiumsäure-Lösung und verweilten während dieser Frist in einem auf + 25 ^{0} C erwärmten Thermostaten. Schon nach erfolgter Vorfixierung waren die Embryonen stark geschwärzt, das Eiweiß der Eikapsel dagegen und die Gallerte des Eiergeleges in ihrem früheren Aussehen fast unverändert. Während der 12—16-tägigen Nachfixierung greift die Osmiumschwärzung auf das ganze Eiweiß über, so daß uns in toto die Eikaspeln schließlich als tief geschwärzte Kugeln oder Ellipsoide erscheinen, in denen sich die Embryonen vollkommen der Beobachtung entziehen, wodurch ihre Orientierung beim Einbetten und Schneiden unmöglich wird und man bezüglich der Schnittrichtung auf den Zufall angewiesen ist. Gleichzeitig mit der Schwärzung der Eikaspeln findet eine Auflösung der Gallerte statt, so daß schon nach 10 tägiger Einwirkung der Osmiumsäure die ersteren frei am Boden des Fixirgefäßes liegen,

und nur die äußere Hülle des Eiergeleges, als schwach geschwärzte Membran, erhalten bleibt. Nachdem ich mich überzeugt habe, daß die Hülle der Eikaspel das Eindringen des Paraffins erschwert und unvollkommen eingebettetes Material liefert, trachte ich dieses Uebel auf folgende Weise zu beseitigen: Bei Objekten, die 1 Stunde im Vorfixiergemisch gehalten wurden, wird die Kapselhülle nach erfolgter Nachfixierung so spröde, daß sie sich von dem Eiweiß, wenn die Eikaspeln in einem kleinen Glasrörchen, nach vorangehender Alkoholhärtung, geschüttelt werden, größtenteils ablöst; nach 2- oder 3 stündiger Vorfixierung ist dies nicht mehr der Fall, die Kapselhülle hält meistens am Eiweiße fest; will man also an solchen Objekten eine vollkommene Paraffindurchtränkung erzielen, so müssen die Eikapseln mittels einer Nadel angestochen oder in kleinere Teile zerlegt werden, wobei es, da sich die Embryonen der Beobachtung entziehen, hie und da vorkommt, daß einer von ihnen beschädigt wird, was aber bei einem Materiale, welches leicht in größeren Quantitäten zu haben ist, kaum hemmend auf die Untersuchungen einwirkt. Nachträglich sei noch bemerkt, daß das Material, nach vollendeter Nachfixierung, 24 Stunden in fließendem Leitungswasser gehalten wurde, wonach die Passierung der steigenden Alkoholen-Reihe, des Chloroforms (beiLichtausschluß), einer Paraffinlösung in Chloroform und zuletzt die Einbettung in Paraffin, worin die Objekte 4—5 Stunden verweilten, stattfand. Das auf diese Weise behandelte Material wurde in 4—5 μ dicke Schnittserien zerlegt und letztere mittels Hühnereiweiß auf die Objektträger aufgeklebt. Am Materiale, welches einer 1stündigen Vorfixierung in Sublimat-Osmiumsäure und einer mehrtägigen (12—16 Tage) Nachfixierung in reiner 2 % Osmiumsäure unterzogen wurde, läßt sich eine tadellose, elektive Apparatschwärzung wahrnehmen, nach länger andauernder Vorfixierung (2—3 Stunden) findet meistens eine geringere oder stärkere Mitschwärzung der Mitochondrien statt, worüber eingehender im folgenden Kapitel berichtet wird. Sowohl die Apparat-, wie auch die Mitochondrienschwärzung, zeigt, bei gleich behandelten Embryonen, desselben Alters, wie auch oft im Bereiche ein und desselben Schnittes, nicht immer die gleiche Intensität, was sich aus der Variabilität der Diffusionsverhältnisse, in welcher sich die einzelnen Keime und ihre Teile während der Fixierung befinden, erklären läßt. Um eine eventuel e Verwechslung der Lipoidschwärzung mit Fettschwärzungen zu vermeiden, wurden

sämtliche Untersuchungen an Schnitten angestellt, die der Wirkung des aufgeleichteten Terpentins durch 24 Stunden ausgesetzt waren, wodurch bekannterweise die geschwärzten Fettablagerungen in Lösung geraten, während die Lipoidschwärzungen erhalten bleiben.

Daneben trachtete ich die Mitochondrien in den Zellen der Limnaeaus-Embryonen auch mittels spezieller Mitochondrienmethoden zur Darstellung zu bringen. Zu diesem Zwecke wurden die Eiergelege ebenfalls in kleinere Stücke zerlegt und teilweise in dem von Meves modifiziertem Flemmingsschen Gemisch, teilweise nach dem Verfahren Champys (7 T. 1 % Chromsäure + 7 T. 3 % Kaliumbichromatlösung + 4 T. 2 % Osmiumsäure) fixiert. Beide genannten Fixiermittel lösen in 24 Stunden die Gallerte auf, so daß von ihr nur die konsistentere oberflächliche Hülle zurückbleibt, während die Eikapseln frei nebeneinander zu liegen kommen. Nach beiden Fixierungen erscheinen die Embryonen stark gebräunt, das Eiweiß aber und die Kapselhülle durchsichtig und fast unverändert. Die Embryonen nehmen in den fixierten Kapseln immer eine ausgesprochen exzentrische Lage ein, so daß es leicht gelingt, nach vollzogener Durchspülung im Leitungswasser und Alkoholhärtung, mittels Nadeln größere Partikelchen des Eiweißes und der Kapselhülle zu entfernen, ohne die Embryonen zu beschädigen. Der letztere Eingriff ist nicht zu vermeiden, wenn man schnittfähiges und genau mit Paraffin durchtränktes Material erhalten will. Die 4—5 μ dicken Schnitte wurden nach der Vorschrift Altmanns mit Anilin-Fuchsin, über der Gasflamme, gefärbt und hernach mit erwärmter, konzentrierter, wäßriger Pikrinsäurelösung differenziert. Eisenhämatoxylinpräparate gaben, wegen starker Mitfärbung der Dotterkugeln, wenig übersichtliche Bilder.

Meine Untersuchungen wurden im Zoologischen Institute der Lemberger Universität ausgeführt. Dem Direktor dieser Anstalt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Josef Nusbaum-Hilarowicz spreche ich für sein freundliches Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank aus.

3. Eigene Beobachtungen.

Der Golgische Apparat wurde an folgenden Entwicklungsstadien studiert: An einem zweizelligen, vierzelligen und acht-

zelligen Furchungsstadium, an Uebergangsstadien vom zweizelligen zum vierzelligen und vom vierzelligen zum achtzelligen, in welchen sämtliche Blastomeren mitotische Teilungen durchmachten, hernach kam in Betracht ein junges Gastrulastadium und zwei Larvenstadien, beide nach erfolgter Körpertorsion. Das Alter dieser Larvenstadien würde am besten durch den Entwicklungszustand der definitiven Niere zu charakterisieren sein, die bei dem jüngeren, als ein leicht ovaler Körper, mit nur stellenweise angedeutetem Lumen erschien, während sie bei dem älteren die Form eines strangförmigen, an beiden Enden blindgeschlossenen Schlauches, mit wohl entwickeltem Lumen aufwies. Meine Bemühungen, dem Golgischen Apparate in den Zellen junger, frisch aus der Gallerte geschlüpfter Schnecken nachzugehen, scheiterten wegen technischer Schwierigkeiten, die nicht zu umgehen waren; die Schale, die den Körper der Tiere größtenteils umfaßt, stellt sich nämlich der auch sonst langsam diffundierenden Osmiumsäure in den Weg, weswegen nur mangelhaft konserviertes Material zu erhalten ist.

Meine folgende Darstellung stütze ich auf Präparate, die aus einem Materiale hergestellt werden, welches 1 Stunde lang in Sublimat-Osmiumsäure vorfixiert und hernach einer 14 tägigen Osmierung im Thermostaten unterzogen war. Sämtliche Präparate wurden der Wirkung des Terpentins ausgesetzt. Mit dem jüngsten Entwicklungsstadium beginnend, verweise ich auf Fig. 1, die uns einen Schnitt durch einen zweizelligen Embryo darstellt. Der Schnitt hat den Keim annähernd senkrecht zur ersten Furchungsebene und parallel zur Hauptachse getroffen. Die Blastomeren berühren sich nur am animalen und vegetativen Pole, lassen dagegen in der Mitte einen Raum frei, der seitens mehrerer Autoren auch für die zweizelligen Stadien anderer Gastropoden festgestellt wurde und der an unseren Osmiumpräparaten anscheinend leer ist, indem in ihm sich keine färbbare Substanz nachweisen läßt. Der Zellkern der Blastomere ist heller vom Plasma, in einem gelblich-grauen Ton gefärbt und erscheint vollkommen homogen. Das Zellenplasma zeigt eine grünlich-graue Färbung und enthält dunkler tingierte kugelförmige und stark geschwärzte Einschlüsse. In den ersteren erkennen wir die Dotterkugeln, die ziemlich gleichmäßig auf das Plasma verteilt sind und es in großer Menge erfüllen, ihrer Größe nach wenig voneinander differieren, in der Färbungsintensität aber eine gewisse Variabilität zeigen. Daneben sind im Plasma

der Blastomere stark geschwärzte Gebilde zu bemerken, die in einer erheblich geringeren Zahl als die Dotterkugeln vorhanden sind, lose oder einige beieinander liegen, ziemlich gleichmäßig sich auf das Zellenplasma verteilen und keine spezielle topographische Beziehung zu den Zellkernen aufweisen. Diese geschwärzten Gebilde erscheinen beim ersten Anblick als Fädchen, die unregelmäßig oder halbringförmig gebogen sind, oder auch in Form von geschlossenen, kreisförmigen und unregelmäßig konturierten Ringen auftreten können. Bei genauerer Prüfung, mittels stark vergrößernden Systemen, erweisen sie sich dagegen meistens als kuppelförmig, seltener als unregelmäßig gebogene Lamellen oder als offen stehende Schalen und allseits geschlossene Hohlkugeln, *immer aber als lamellöse, respektive membranöse Gebilde die wegen ihrer transparenten Schwärzung im optischen Schnitte, verschiedenartig gebogene Fädchen, Halbringe und Ringe vortäuschen.* In diesen geschwärzten lipoidhaltigen Gebilden liegt uns *der Golgische Apparat vor, der somit im jüngsten, zweizelligen Entwicklungsstadium in ausgesprochen diffuser Form auftritt und dessen Elemente annähernd gleichmäßig auf beide Blastomeren verteilt sind.*

Denselben Charakter bewahrt der Apparat auch in dem vierzelligen und achtzelligen Furchungsstadium. Auf Fig. 2 haben wir bei starker Vergrößerung ein Blastomerenfragment des vierzelligen Embryos abgebildet. Wir sehen hier den hellen, homogenen Zellkern und im dunkler gefärbten Protoplasma neben den grün-grau tingierten Dotterkugeln, die es reichlich erfüllen, die in geringerer Zahl vorhandenen und durch das ganze Plasma verteilten Apparat-Lamellen, stellenweise auch Apparat-Blasen. Dasselbe Aussehen haben die Apparat-Elemente in allen vier, gleich großen Blastomeren, wobei sie in jeder von ihnen in anscheinend gleicher Zahl vorkommen. Aehnlich wie im zweizelligen Stadium berühren sich auch hier die vier Blastomeren nur am animalen und vegetativen Pole, lassen dagegen in der Mitte einen Raum frei, in welchem keine färbbare Substanz nachzuweisen ist. Zum achtzelligen Stadium übergehend, verweise ich auf Fig. 3, die uns einen Teil eines Schnittes darstellt, welcher den Embryo in seiner Hauptachse getroffen hat. Aehnlich, wie bei anderen Gastropoden, folgt auch bei unserem Objekte den

zwei ersten meridionalen und äqualen Blastomeren-Teilungen eine dritte horizontale und inäquale nach, die am animalen Pole zur Abschnürung der vier Mikromeren (1. Mikromerenquartett) führt, während am vegetativen Pole die vier Makromeren zu liegen kommen. Auf der genannten Figur sehen wir nun nach unten eine Makromere, welcher von oben eine Mikromere aufsitzt. Sowohl in der kleineren, wie auch in der größeren Blastomere begegnen wir den geschwärzten lamellösen Apparatelementen, die sich in beiden Zellen gleich sehen und ihre frühere Form, wie wir sie im zwei- und vierzelligen Stadium kennen lernten, bewahrt haben. Sie erscheinen sowohl in den Makromeren, wie auch in den Mikromeren immer diffus verteilt, ihrer Zahl nach kommen sich die Mikromeren, untereinander verglichen (und dasselbe betrifft auch die Makromeren), anscheinend gleich. Beim Vergleich der Mikro- mit den Makromeren sehen wir, daß die ersteren weniger Apparatelemente beherbergen, als die letzteren, so daß man den allgemeinen Eindruck erhält, als ob die Zahl der Apparatelemente, respektive die Apparatmasse, in einem annähernd geraden Verhältnisse zum Zellenvolumen stünde. Aehnlich wie in den jüngeren Furchungsstadien umfassen auch beim achtzelligen Embryo die Blastomeren einen Hohlraum, in dem keine färbbare Substanz enthalten ist und der, seinem morphologischen Werte nach, dem Blastocoel anderer Tierembryonen entspricht.

Nachdem wir den Golgischen Apparat in ruhenden Blastomeren kennen gelernt haben, wenden wir uns Fuchungszellen zu, die in Teilung begriffen sind: An Uebergangsstadien zwischen dem zwei- und vierzelligen Embryo, in welchem beide Blastomeren synchron eine Mitose durchmachen, lassen sich in der Topographie und Morphologie des Apparates, mit dem der ruhenden Fuchungszellen verglichen keine Aenderungen wahrnehmen und das sowohl während der Entwicklung des Muttersterns, wie auch der Tochtersterne. Der Apparat behält immer seine diffuse Verteilung im Plasma, seine Elemente treten in keine nähere topographische Beziehung weder zu den Zentrosomen, noch zu anderen Teilen der Kernspindel. Ein ganz ähnliches Verhalten des Apparates konnte ich auch an Uebergangsstadien vom vier- zu achtzelligen beobachten. Auf Fig. 4 haben wir eine Blastomere des vierzelligen Stadiums während der Teilung abgebildet: Die Kernspindel ist im Osmiumspräparate durch den dotterfreien Bezirk angedeutet, der seiner Länge nach drei schwache Ausbuchtungen zeigt, zwei polar gelegene, die die Zentrosome ent-

halten und eine mittlere, in welcher der Mutterstern, als ein etwas dunkler gefärbtes Gebilde, zu sehen ist. Die Morphologie und Topographie der Apparatelemente ist hier dieselbe, wie in ruhenden Blastomeren. Man erhält beim Studium der Blastomeren, die sich in der Mitose befinden, überhaupt den Eindruck, daß sich die Apparatelemente ähnlich wie die Dotterkugeln ganz passiv verhalten und ihre annähernd gleichmäßige Verteilung auf die Tochterzellen, wenn äquale Teilung stattfindet, ungleichmäßige (der Zahl nach) aber wenn die Zelle inäqual geteilt wird, durch ihre frühere Lage, die sie in der ruhenden Zelle schon einnahmen, bedingt wird.

Bei dieser Gelegenheit möchten wir auch über das Verhalten des Apparates während der Reifungsteilungen der Eizelle berichten. Die Ausstoßung der R chtungskörperchen haben wir zwar nicht beobachtet, man findet aber rege mäßig in der Nähe des animalen Poles des zwei- und vierzelligen, oft auch des achtzelligen Furchungsstadiums drei kleine Zellen, von denen zwei gleich groß sind, der dritten an Größe nachstehen und die Tochterzellen des ersten Richtungskörperchens sind, während in der dritten etwas größeren das zweite Richtungskörperchen vorliegt. Im Plasma der Derivatzellen des ersten Richtungskörperchens sind lipoidhaltige geschwärzte Gebilde anzutreffen, die größtenteils als ein ziemlich formloses Gerinnsel auftreten und nur selten in ihrem Aussehen an die lamellenförmigen Apparatelemente der Blastomeren erinnern; diese letzteren findet man dagegen im Plasma des zweiten Richtungskörperchens, wo sie in geringer Zahl (1—3) vorhanden sind, ihrem Charakter nach, aber vollkommen den Apparatelementen der Blastomeren gleichkommen. Es findet demnach *während der Reifungsteilungen der Eizelle eine Reduktion der Apparatmasse statt*, indem eine obwohl geringe Zahl der Apparatelemente in die Richtungskörperchen übergeht und zwar möchten wir dies auch für die erste Reifungsteilung annehmen und im geschwärzten Gerinnsel der Derivatzellen des ersten Richtungskörperchens, destruierte Apparatelemente erblicken.

Das nächst-jüngste Stadium, an welchem wir während unserer Untersuchungen den Apparat zur Darstellung brachten, waren junge Gastrulae. Auf Fig. 5 haben wir ein Schnittfragment von diesem Stadium abgebildet: Das Alter der Gastrulae ergibt sich aufs klarste aus der gegenseitigen Beziehung des Ektoderms zum Entoderm; wir sehen hier, daß das Ektoderm noch nicht in die Gastral-

einstülpung eingezogen ist und nur den Blastoporus-Eingang auskleidet, während die Gastralhöhle durch die viel größeren Entodermzellen begrenzt wird. Die Zellen aller drei Keimblätter erscheinen an Osmiumpräparaten reichlich mit Dotterkugeln erfüllt, im Plasma der großen Entodermzellen finden wir daneben größere kugelige Gebilde von verschiedenen Dimensionen, die sich von den grün-grau gefärbten Dotterkugeln auch durch ihre stahlgraue Tingierung abheben. In diesen Kugeln erkennen wir das seitens der Entodermzellen aufgenommene Eiweiß, welches die ganze Gastralhöhle erfüllt und stahlgrau gefärbt erscheint. In den Ektoderm-, Entoderm- und Mesodermzellen begegnen wir den geschwärzten Apparatelementen, die überhaupt in keiner Zelle zu vermissen sind. Sie zeigen uns in den Zellen aller drei Keimblätter eine ausgesprochen diffuse Verteilung, obwohl die Ektoderm- und Entodermelemente schon epithelförmig angeordnet sind. Ihrer Morphologie nach kommen sie den Apparatelementen der Furchungsstadien gleich und haben die Form von gebogenen Lamellen, offen stehenden Schalen und Hohlkugeln. Die einzelnen Keimblätter zeigen somit im jungen Gastrula-Stadium, bei unserem Objekte keine Differenzen in bezug auf den Golgischen Apparat.

Erst in den Larvenstadien finden wir den Golgischen Apparat in verschiedenen Zellen verschieden morphologisch ausgebildet. Auf Fig. 6 haben wir einen Teil aus einem Parasagittalschnitt durch ein Larvenstadium abgebildet, in welchem die Mundhöhle und Radulatasche mitgetroffen ist. Das Lumen der Mundhöhle ist durch hohe zylindrische Epithelzellen begrenzt, deren Kerne lichter als das Plasma erscheinen und mit Ausnahme des dunkler gefärbten Nukleolus sonst keine Gerüststrukturen erkennen lassen. In jeder Epithelzelle sehen wir in der Plasmapartie, die an das Lumen der Mundhöhle angrenzt und über dem Zellkerne gelegen ist, kräftig geschwärzte Gebilde, die uns den Apparat dieser Zellen darstellen. Ihre Form ist ziemlich variabel; sie erscheinen auf den ersten Anblick als kürzere und längere, manchmal auch halbringartig gebogene Fädchen, die hie und da in manchen Zellen zusammenhängen, wodurch es zur Entwicklung von Strukturen kommt, die an äußerst lose und primitiv gebaute Netze erinnern. Bei genauer Betrachtung der mikroskopischen Bilder überzeugen wir uns, daß ähnlich wie in den Furchungs- und Gastrulazellen auch hier die

Apparatelemente keine fädchenförmigen, sondern lamellöse Gebilde sind, die nur im optischen Schnitte Fadenstrukturen vortäuschen. Neben rundlichen kuppelförmigen Lamellen und Hohlkugeln, wie sie in den Blastomeren zu sehen sind, finden wir hier gebogene Lamellen von ovaler Kontur und von diesen alle Uebergänge zu ziemlich langen rinnen- oder handschuhfingerförmigen Apparatelementen. Im letzten Falle erscheinen diese Gebilde oft als dünne, offen stehende oder geschlossene Kanälchen. Wir meinen nicht fehl zu gehen, wenn wir in dieser Formenreihe, die uns von einer rundlichen schalenförmigen Lamelle oder Hohlkugel zu den langen rinnen- und kanälchenförmigen Apparatelementen hinüberführt, *eine Entwicklungsreihe erblicken, die uns darüber unterrichtet, wie sich die rundlichen Gebilde durch Dehnung und vielleicht auch Längenwachstum in die rinnen- und kanälchenförmigen Apparatelemente umwandeln.* Kommen die letzteren nahe aneinander zu liegen, so vereinigen sie sich zu lamellösen und kanälchenartigen Gebilden, die im optischen Schnitte lose, primitiv gebaute Netze vortäuschen. Auf diese Weise gewinnen wir eine Einsicht in die Frage, *wie aus frei nebeneinander liegenden Apparatelementen, die an den diffusen Apparattypus erinnern, durch ihre morphologische Aenderung und topographische Annäherung komplexe Apparate entstehen*, welche in ihrem Aussehen desto mehr netzartigen Gebilden nahe kommen können, je weiter die Dehnung der Apparatelemente gegangen und je mehr sie dadurch Fadenstrukturen ähnlich geworden sind. In den gewöhnlichen Deckzellen des Mundhöhlenepithels, für welche wir zuvor den Apparat beschrieben haben, besitzt diese Struktur noch keineswegs einen Netzcharakter, indem ihre Elemente, die hie und da sich aneinanderlegen und zusammenhängen, deutlich als lamellöse und nicht als fadenförmige Gebilde zu erkennen sind.

Aehnlich wie in den Deckzellen des Mundhöhlenepithels erscheint uns der Golgische Apparat in den Zellen der Radulatasche (Fig. 6) und Schalendrüse (Fig. 9), in den unbeflimmerten Zellen des Oesophagus (Fig. 7), in den Zellen des Enddarms und der definitiven Niere (Fig. 8) und in den gewöhnlichen unbeflimmerten Zellen des Hautepithels. In den Epithelien die ein Lumen begrenzen, also in

den Zellen des Oesophagus und der Radulatasche, in den Zellen des Enddarmes und der Niere, welch zwei letztere Organe in unserem älterem Larvenstadium schon einen wohl entwickelten Hohlraum besitzen, beschränkt sich der Apparat immer auf diejenige Plasmapartie, die unmittelbar an das Lumen angrenzt und über dem Zellkerne gelegen ist, während basalwärts von diesem keine Apparatelemente anzutreffen sind. Aber auch schon im jüngeren Larvenstadium, wo das Lumen der Niere (Fig. 8) und des Enddarms noch klein und nur stellenweise angelegt ist, zeigt der Apparat dieselbe Topographie, wie in den hohlen Epithelorganen, indem auch hier die unter dem Zellkern gelegene, basale Plasmapartie apparatfrei erscheint. Letzteres betrifft ebenfalls die Deckzellen des Hautepithels und die Schalendrüse. Wenn wir nun die einzelnen Epithelien miteinander vergleichen, so lassen sich hinsichtlich der Morphologie des Golgischen Apparates gewisse, obwohl nicht tiefgreifende Differenzen nachweisen: Im Nieren- und Schalendrüsenepithel (Fig. 9) zeigen die Apparatelemente die ausgesprochenste Tendenz, sich miteinander zu vereinigen; in den Deckzellen des Oesophagus und des Hautepithels liegen sie größtenteils lose nebeneinander, während in den Zellen des Enddarms und der Radulatasche annähernd dieselben Verhältnisse herrschen wie in den Deckzellen des Mundhöhlenepithels. In der hinteren Wand der Radulatasche, die die vordere an Dicke bedeutend übertrifft, bekommt man oft Bilder zu Gesicht, die den Anschein erwecken, als ob Apparatelemente auch unter den Zellkernen liegen, was wohl dadurch hervorgerufen wird, daß die Zellkerne der hohen spindelförmigen Zellen in verschiedenem Niveau auftreten und im Schnitte oft übereinander gelagert sind (Fig. 6). Da nun die Zellgrenzen an Osmiumpräparaten nicht immer deutlich zu erkennen und die Apparatelemente zwischen zwei übereinander gelagerten Kernen zu finden sind, könnten sie leicht als unter dem oberen Zellkerne gelegen betrachtet werden, während sie, wie eine gründliche Besichtigung mehrerer Schnittserien lehrt, derjenigen Zelle angehören, die den unteren Zellkern in sich führt und somit über diesem Platz nehmen. Ihrer Morphologie nach erscheinen die Apparatelemente größtenteils, in all den zuvor angeführten Epithelien als rinnenförmige Lamellen oder schlauch- respektive kanälchenartige Gebilde, seltener als offen stehende Schalen oder Hohlkugeln. In dieser Hinsicht herrschen vielleicht die primitivsten Verhältnisse im Hautepithel, wo

die Apparatelemente vorwiegend, ähnlich wie in den Furchungszellen, die Form von rundlichen, gebogenen Lamellen aufweisen.

Dieselben primitiven Formen zeigen uns die Apparatelemente der beflimmerten Epithelzellen: Die Flimmerzellen der Mundhöhle, des Oesophagus, des Mantelrandes und des Velums enthalten kuppelförmig gebogene, hohlkugelartige, geschwärzte Gebilde, die lose nebeneinander liegen und keine Tendenz haben, sich zu größeren Komplexen zu vereinigen; diese Apparatelemente sind aber keineswegs diffus auf das ganze Zellenplasma verteilt, sondern sie nehmen die über dem Zellkerne gelegene Plasmapartie ein, können gelegentlich auch zu den Seiten des Kernes zu liegen kommen, sind aber unter dem Kerne und überhaupt in der basalen Region der Zelle nicht anzutreffen. Im Vergleich mit den flimmerlosen Epithelzellen der Schalendrüse oder der Mundhöhle weist der Apparat hier insoferne primitivere Verhältnisse auf, als seine Elemente immer lose nebeneinander gelagert sind und er dadurch weiter von dem komplexen Apparattypus entfernt ist als in den Zellen der beiden vorher genannten Epithel-Organe; da er nun aber auch dem diffusen Typus nicht angehört, indem seine Elemente nur auf den oberen Plasmabezirk beschränkt sind, so könnten wir ihn für einen Uebergangstypus ansehen, der zwischen dem ausgesprochenen komplexen und ausgesprochenen diffusen Apparattypus die Mitte hält.

Ganz demselben Uebergangstypus begegnen wir weiter in den Zellen des Augen- (Fig. 13) und Gehörbläschens und in den Zellen der Urniere (Fig. 10, 11, 12). In den Zellen des Augenbläschens finden wir oberhalb der Kerne lose gelagerte, hohlkugel- und lamellenförmige Gebilde, die an Größe den Apparatelementen der Furchungsstadien bedeutend nachstehen und seit- und basalwärts vom Zellkerne nicht anzutreffen sind. Eine eben solche Morphologie und Topographie kommt auch den Apparatelementen des Gehörbläschens zu. In der Urniere nehmen die Apparatelemente den Platz entlang des ganzen Urnierenkanals ein. In diesem Organe, welches bekannterweise nur aus vier Zellen zusammengesetzt ist (Wimperzelle, kleine Exkretionszelle, große Exkretionszelle oder Riesenzelle und ausführende Zelle), ähneln die Apparatelemente, ihrer Form und Größe nach, vollkommen diesen der Blastomeren, also rundliche und ovale Lamellen kommen hier vorwiegend vor, während längliche, rinnen- und schlauchförmige Gebilde nur ganz

selten zu sehen sind. Diese Apparatelemente liegen vollkommen lose im Plasma nebeneinander, nicht aber diffus in ihm verstreut, sondern, wie bemerkt wurde, entlang des Urnierenkanals, über den Zellkernen, während sie basalwärts von den letzteren und überhaupt in der ganzen peripheren Plasmapartie des Organs zu vermissen sind. Auf Fig. 10 haben wir einen Schnitt durch den distalen Teil der Urniere, welcher an das Hautektoderm angrenzt, abgebildet. Im Schnitte können wir den Urnierenkanal auf einer ziemlich langen Strecke verfolgen und die topographische Beziehung der Apparatelemente zu ihm beobachten. Wir sehen in diesem Schnitte den großen Kern der Riesenzelle (und den kleineren der ausführenden Zelle) und finden peripherwärts von ihr keine Apparatelemente. Die ganze periphere Plasmapartie der Urniere erscheint überhaupt apparatfrei und ist mit kugeligen, dunkelgrau gefärbten Gebilden erfüllt. Fig. 12 und 11 stellt uns Querschnitte durch die Urniere auf der Höhe der Riesenzelle dar. In jedem von diesen Querschnitten ist der Urnierenkanal zweimal getroffen; jeder von ihnen enthält den großen Kern der Riesenzelle. Wir sehen aus diesen Figuren, daß die Apparatelemente gewissermaßen ein Apparatlager bilden, welches den Urnierenkanal umgibt und dasselbe ist an Querschnitten auch auf der Höhe der kleinen Exkretionszelle und der ausführenden Zelle festzustellen.

Der Reihe nach wenden wir uns den Nervenzellen, den Nuchalzellen und den lose in der Fußanlage und anderen Regionen der Körperhöhle zusammenhängenden Mesodermzellen zu, die alle in bezug auf die Morphologie des Golgischen Apparates gemeinsame Züge aufweisen. Auf dem Schnittfragmente Fig. 6 sehen wir das Ganglion pedale als einen ovalen Körper, der zwischen das Epithel der Mundhöhle und der Radulatasche eingekeilt liegt. Seine Zellen sind von rundlicher oder ovaler Form und lassen an Osmiumpräparaten die Nervenfortsätze nur undeutlich erkennen. In jeder Nervenzelle erscheint uns der Golgische Apparat als eine Hohlkugel oder offenstehende Schale, die im optischen Schnitte geschlossene und offene Ringe vortäuschen. Aehnlich gebaute Apparate konnte ich auch in den Zellen des Cerebral- und Visceralganglions beobachten, so daß die Nervenzellen hinsichtlich der Morphologie des Golgischen Apparates eine weitgehende Uniformität aufweisen. Hohlkugelförmige, kapselartige Apparate habe ich hernach in den großen Nuchalzellen gefunden. Auf Fig. 14 sehen wir einige Nuchalzellen

abgebildet, deren Apparate im optischen Schnitte rundlichen, ovalen und unregelmäßig konturierten Ringen gleichen; bei genauer Besichtigung bemerken wir in der Wand dieser Apparatkapseln kleine und größere Einrisse und Lücken, die ihnen gewissermaßen den Charakter gefensterter Membranen aufprägen. Aehnliche kapsel- und schalenartige Apparate kommen auch den Mesodermzellen zu, die die ganze Fußanlage reichlich erfüllen. Auf Fig. 7, die uns einige dieser Zellen zeigt, sehen wir die geschwärzten kapsel- und schalenförmigen Apparate dicht an den Zellkernen gelegen. Aber auch in anderen Regionen der Körperhöhle zeigen die Mesodermzellen ähnlich gebaute Apparate. Auf der Fig. 8 bemerken wir zwischen dem Hautepithel und der definitiven Niere mehrere längliche und spindelförmige Mesodermzellen und weiter nach unten, um die Niere herum, einige sternförmige, denen allen kapsel- und schalenartige, an die Kernmembran angeschmiegte Apparate zukommen. In allen drei zuletzt genannten Zellenarten, nämlich in den Nerven-, Nuchal- und Mesodermzellen tritt der Apparat als ein einheitliches zusammenhängendes Ganze auf und gehört somit dem komplexen Typus an; in dieser Beziehung unterscheiden sich diese Zellarten ziemlich tiefgreifend von den Epithelien, in denen der komplexe Typus nicht erreicht und nur eine mehr oder weniger weitgehende Annäherung an ihn zu beobachten ist.

Es ist nun vielleicht merkwürdig, daß in unseren Larvenstadien, deren verschiedene Zellenarten entweder einen komplexen Apparat aufweisen oder ihre Apparatelemente auf einen gewissen Plasmabezirk beschränkt haben, auch noch Zellen zu finden sind, deren Apparatelemente vollkommen diffus auf das ganze Zellenplasma verteilt sind. Solche Verhältnisse lassen sich in den großen, stark mit Eiweiß beladenen Eiweißzellen beobachten. In diesen Zellen (Fig. 16) begegnen wir denselben Formen der Apparatelemente, wie in den Blastomeren. Man bemerkt zwar um manche Zellkerne herum eine etwas dichtere Ansammlung der Apparatelemente, letztere findet man aber auch in der ganzen peripheren Plasmaschicht, die die mächtigen Eiweißeinschlüsse umgibt, lose verstreut. Eine Erklärung für das Bestehen dieser primitiven Verhältnisse bis in das Larvenstadium, würde einstweilen kaum möglich sein und nur vermutungsweise könnte auf die großen Eiweißmassen als die Ursache dieses primitiven Zustandes hingewiesen werden. Bemerkt sei dabei, daß sowohl in den zellulären Eiweißeinschlüssen,

wie auch überhaupt im ganzen Eiweiß, in welchem die Embryonen liegen, nie Osmiumschwärzungen zu erhalten waren und zwar in keinem von mir untersuchten Entwicklungsstadium, von dem zweizelligen angefangen.

Wie wir schon im ersten Kapitel hervorgehoben haben, wurde mancherseits die Vermutung geäußert oder auch die Behauptung ausgesprochen, daß während der Embryonalentwicklung zwischen dem Golgischen Apparate und den Mitochondrien genetische Beziehungen bestehen. Sollte eine solche Beziehung tatsächlich stattfinden, so wäre im voraus zu erwarten, sie lasse sich am besten und am klarsten in den Blastomeren der Furchungsstadien nachweisen, also in Zellen, deren Differenzierungsgrad der möglich geringste ist. Nun haben wir aber in den vorangehenden Zeilen angegeben, daß schon in den Blastomeren des zweizelligen Stadiums lamellöse, mittels Osmiumsäure geschwärzte Gebilde zu erhalten sind, die uns den Golgischen Apparat dieser Zellen darstellen. Allein die Reihe von Tatsachen, die uns über die Mitochondrien der Blastomeren bei verschiedenen Tiergruppen aus der Literatur bekannt ist, könnte vielleicht genügen, um die Behauptung aufzustellen, daß die von uns beschriebenen lamellösen Gebilde nichts Gemeinsames mit den Mitochondrien haben, und sich von ihnen durch ihre Form, bedeutendere Größe und geringere Zahl unterscheiden. Allerdings schien uns angezeigt, da hier eine prinzipielle Frage sowohl für die Mitochondrien- wie auch Apparatlehre in Betracht kommt, auch die Mitochondrien in den Furchungsstadien unseres Objektes zur Darstellung zu bringen und sie mit den Apparatelementen zu vergleichen, um auf diesem Wege über ihre vermutete, respektive angenommene genetische Beziehung ins Reine zu kommen.

Wenn wir an Schnittserien zwei-, vier- und achtzellige Furchungsstadien betrachten, bei denen die Vorfixierung in Sublimat-Osmiumsäure 2 oder 3 Stunden dauerte, so finden wir regelmäßig im Plasma der Blastomeren, neben den geschwärzten Apparatelementen, die nach 3 stündiger Vorfixierung verquollen erscheinen, kleine tiefschwarze Granula, bei 2 stündiger Vorfixierung in geringerer, bei 3 stündiger Vorfixierung in ansehnlicherer Zahl, welche ihre Schwärzung nach Terpentineinwirkung behalten und den lamellöser

Apparatelementen erheblich an Größe nachstehen. In ihnen erkennen wir zweifellos die Mitochondrien, die ihrem ganzen Aussehen nach so deutlich von den Apparatelementen differieren und an Zahl sie so bedeutend übertreffen, daß nur eine gewisse chemisch-physikalische Aehnlichkeit zwischen beiden Strukturen zu vermuten ist, indem nach Anwendung mancher Fixierungsmodifikationen (1stündige Vorfixierung) reine Apparatschwärzung stattfindet, die wiederum aufs deutlichste gegen eine chemisch-physikalische Identität beider Plasmakomponenten spricht. Aehnlich wie in den Furchungsstadien begegnen wir nach längerer Vorfixierung auch in den Gastrulis und in den Larven-Embryonen neben der Apparat- auch einer Mitschwärzung der Mitochondrien, die in manchen Zellen z. B. in den Epithelzellen fadenförmig erscheinen, sich oft mit den länglichen Apparatelementen vermengen und somit das Auseinanderhalten beider Strukturen ganz bedeutend erschweren. Da nun aber auch in diesen Stadien nach kürzerer Vorfixierung reine Apparatschwärzungen zu erhalten sind, so ist damit auch für sie der Beweis erbracht, daß ihre Apparate und Mitochondrien uns verschiedene Plasmakomponenten darstellen, deren Aehnlichkeit, respektive genetische Beziehung nur durch unelektive Methoden vorgetäuscht wird. Sind die morphologischen und topographischen Differenzen zwischen den Apparatelementen und Mitochondrien nicht allzu groß und werden bei Anwendung eines Fixierungsverfahrens beide Plasmakomponenten geschwärzt, so läuft man die Gefahr, wenn nicht andere elektivere Modifikationen in Anwendung kommen, zu ganz falschen Deutungen des mikoskropischen Bildes zu gelangen und genetische Beziehungen dort anzunehmen, wo nach elektiven Methoden sie sich gar nicht ergeben würden.

Ueber die Verschiedenheit des Apparates und der Mitochondrien unterrichtet uns hernach, für unser Objekt, aufs beste der Vergleich der Osmiumbilder, mit elektiver Apparatschwärzung, mit den Präparaten, die nach Champys Fixierung, Altmanns Anilin-Fuchsin-Färbung und nachträglicher starker Pikrinsäure-Differenzierung, zu erhalten sind. Auf Fig. 17 haben wir einen Schnitt durch das zweizellige Furchungsstadium abgebildet, welches nach dem zuletzt angegebenen Verfahren behandelt wurde. Im Plasma der Blastomere sehen wir neben den dunkleren (im Präparat grünlich-gelben) Dotterkugeln, die kleinen granulaförmigen, schwarzen (im Präparate roten) Mitochondrien, die eine ziemlich gleichmäßige

Verteilung aufweisen, stellenweise dichtere Anhäufungen bilden, immer aber lose nebeneinander gelagert sind und keine Tendenz zeigen sich zu Chondriomiten zu vereinigen. Wenn wir diese Mitochondrien mit den Apparatelementen des zweizelligen Stadiums (Fig. 1) vergleichen, so ergibt sich zwischen ihnen eine Reihe durchgreifender Differenzen, nämlich in bezug auf ihre Zahl, ihre Größe, ihre Form, zu denen sich noch die früher erwähnte Verschiedenheit in ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit gesellt. Dieselben Differenzen konnten wir hernach für das vier- und achtzellige Stadium feststellen, worüber uns Fig. 18 einen näheren Aufschluß gibt die ein Fragment der Makromere des achtzelligen Embryos darstellt. Wir sehen hier wiederum die kleinen, schwarzen (roten), rundlichen Mitochondrien, die von den Apparatelementen des achtzelligen Stadiums (Fig. 3) so erheblich differieren, daß an einer Verschiedenheit beider Strukturen gar nicht gezweifelt werden kann. Wir kommen somit auf Grund unserer Untersuchungen zum Schluß, daß in den noch am wenigsten differenzierten und am meisten embryonalen Blastomeren der Furchungsstadien, vom zweizelligen angefangen, der Apparat und die Mitochondrien als gesonderte Plasmakomponenten auftreten, die voneinander sowohl morphologisch wie auch chemisch-physikalisch verschieden sind und keine genetischen Beziehungen erkennen lassen. Zu demselben Ergebnisse gelangen wir auch, wenn in den Zellen junger Gastrulae die Apparatelemente mit den Mitochondrien verglichen werden. Letztere erscheinen in den Gastrulazellen in Form von kleinen Kügelchen (Mitochondrien), Chondriomiten und kurzen Fädchen, die an Größe den lamellösen Apparatelementen bedeutend nachstehen, sie aber dafür an Zahl ganz erheblich übertreffen: zu diesen morphologischen Differenzen gesellt sich noch ihr verschiedenes Verhalten gewissen Modifikationen der Sublimat-Osmium-Methode gegenüber, welche ermöglicht reine Apparatschwärzungen zu erhalten, beim gleichzeitigen Ausbleiben der Osmiumsäure-Reduktion in den Mitochondrien. Zu den morphologischen und chemisch-physikalischen Differenzen treten beim Vergleich der Apparatelemente mit den Chondriomstrukturen, in den Zellen der Larvenstadien, noch topographische Verschiedenheiten hinzu. Fig. 19 stellt uns ein Schnittfragment dar, in welchem die

Radulatasche und das Epithel der Mundhöhle getroffen ist. Sowohl in den Radula-Zellen, wie auch in den Epithelzellen der Mundhöhle bemerken wir die fadenförmigen Mitochondrien, respektive Chondriokonten, deren Hauptmasse eben in der basalen Plasmaregion unter den Zellkernen zu liegen kommt, während die länglichen, rinnen- und schlauchförmigen Apparatelemente, wie wir dies aus der vorangehenden Darstellung wissen, eben diese Plasmapartie meiden und immer nur über den Zellkernen Platz nehmen. Aehnliche topographische Differenzen lassen sich überhaupt in sämtlichen Epithelien der Larvenstadien beobachten und das sowohl in den gewöhnlichen Deckzellen wie auch in den Flimmer tragenden Epithelzellen. Beispielsweise haben wir auf Fig. 20 die Zellen der definitiven Niere und auf Fig. 21 ein Fragment aus dem Schalendrüsenepithel abgebildet. In beiden Zellarten sehen wir die Chondriokonten die in den Nierenzellen in Form von kurzen Stäbchen, in den Zellen der Schalendrüse dagegen als gebogene lange Fädchen erscheinen, annähernd gleichmäßig auf das ganze Zellenplasma verteilt und auch unter den Zellkernen gelagert, während die lamellösen Apparatelemente dieser Zellarten auf einen gewissen Plasmabezirk beschränkt und immer nur über den Zellkernen anzutreffen sind. Eine ziemlich deutliche topographische Scheidung beider Plasmakomponenten läßt sich im ganzen Urnieren-Organ beobachten. Während die schalen- und hohlkugelförmigen Apparatelemente in der Nähe des Urnierenkanals zu liegen kommen, sammeln sich die stäbchenartigen Chondriokonten hauptsächlich in den peripheren Plasmapartien des Organs an, welche vollkommen apparatfrei sind. Vielleicht aber am deutlichsten treten die morphologischen und topographischen Differenzen zwischen beiden Plasmastrukturen in den Nerven-, Nuchal- und Mesodermzellen der Körperhöhle auf. In all diesen Zellarten nimmt der Apparat einen kleinen Plasmabezirk ein und erscheint uns als eine einheitliche, komplexe Hohlkugel oder Schale, während die Mitochondrien, die in den Nervenzellen granulaförmig, und in den Nuchal- und Mesodermzellen stäbchen- und fadenartig sind, sich vollkommen diffus auf das ganze Plasma verteilen und nicht, wie der Apparat, knapp am Zellkerne zu liegen kommen. In den großen Eiweißzellen, in denen die lamellösen Apparatelemente in sämtlichen Plasmaregionen anzutreffen sind, zeigen auch die Mitochondrien eine ähnliche diffuse Verteilung. Sie unterscheiden sich hier von den ersteren durch ihre viel geringere

Größe, durch ihre Stäbchen- und Granula-Form und durch ihr erheblich zahlreicheres Auftreten. Wir kommen somit bezüglich der Gastrula-Zellen und der Zellen der Larvenstadien zu demselben Schluß, wie wir ihn vorher für die Blastomeren der Furchungsstadien geäußert haben; unsere Präparate ließen uns auch in den älteren Embryonen (Gastıula, Larven) den Golgischen Apparat und das Chondriom als zwei verschiedene Plasmakomponenten erscheinen und für sie chemisch-physikalische, morphologische und topographische Differenzen nachweisen.

Im Zusammenhange mit den Plasmakomponenten, mit denen wir uns hier beschäftigen, möchten wir auf gewisse im Plasma der Furchungsstadien bei Physa seitens Wierzejski entdeckten Gebilde hinweisen, die dieser Autor mit dem Namen „Ektosome“ belegt. Nach seinen Angaben sind sie zuerst in den Uebergangsstadien vom vier- zum achtzelligen wahrzunehmen. Bezüglich dieser Gebilde ist bei Wierzejski fo'gendes zu lesen: „Während sich ... die Teilungsspindeln für die Teilung in acht Zellen anlegen, ... bemerkt man, daß in der einen Sphäre und zwar derjenigen, die gegen die vegetative Eihälfte zugekehrt ist, zahlreiche Körnchen verschiedener Größe angesammelt sind, die während des Diasterstadiums bis an die Oberfläche der Zelle verdrängt werden. An der anderen Sphäre sind sie gar nicht zu finden. An Totalpräparaten sieht man ... am vegetativen Pole knapp unter der Oberfläche in jeder der vier Makromeren einen Fleck von unregelmäßiger Kontur“, der uns die Ektosomen darstellt. Letztere, die bis zum 24-Zellen-Stadium ihre frühere Lage am vegetativen Pole behaupten, beginnen hernach „ihre Wanderung von der Oberfläche gegen das Zentrum des Keimes“ und verschwinden hier „vollständig und definitiv“. Aehnliche Plasmagebilde konnte früher Fol in den Furchungsstadien von Planorbis und Fujita in denjenigen von Siphonaria beobachten. Obwohl wir derartige Plasmaeinschlüsse nach unseren speziellen Methoden bei den Limnaea-Embryonen nicht bemerkt haben, ist es nicht ausgeschlossen, daß sie auch hier nach Anwendung gewöhnlicher Fixierungen und Färbungen zum Vorschein kommen werden. Wir verweisen auf diese Ektosomen deswegen hin, um ihre Verschiedenheit von den Apparaten und Mitochondrien hervorzuheben, die sich einerseits daraus ergibt,

daß erstere während der Teilung nur auf die Makromeren übergehen, die Mikromeren dagegen frei lassen, während sich die Apparatelemente und Mitochondrien auf alle Blastomeren verteilen und die auch anderseits in dem transitorischen Auftreten der Ektosomen vorliegt, während uns die Apparate und Mitochondrien permanente Plasmakomponenten darstellen. —

Am Ende dieses Kapitels angelangt, erlauben wir uns einer besseren Uebersicht wegen, die Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammenzufassen und die im ersten Kapitel aufgestellten Fragen zu beantworten. Wir bemerken dabei, daß die Beantwortung dieser Fragen sich auf einen Einzelfall, nämlich nur auf unser Untersuchungsobjekt stützt, weswegen es verfrüht sein würde, sie zu verallgemeinern und auf andere Tiergruppen zu beziehen. Damit dies geschehen könne, müssen wir die Zeit abwarten bis eine größere Zahl von Tatsachen angesammelt und dadurch die zu Verallgemeinerung entsprechende faktische Basis geschaffen ist. Die Resultate unserer Untersuchungen stellen sich nun folgendermaßen dar:

1. In allen Blastomeren der Furchungsstadien, vom zweizelligen angefangen, gehört der Golgische Apparat dem diffusen Typus an. Die Apparatelemente sind in sämtlichen Blastomeren ziemlich gleichmäßig auf das ganze Zellenplasma verteilt und erscheinen in Form von lamellösen Gebilden, nämlich offenstehenden Schalen und geschlossenen Kapseln (Hohlkugeln). Dieselbe Form und Verteilung zeigen die Apparatelemente sowohl in ruhenden wie auch in Teilung begriffenen Blastomeren. Beim Vergleich der Mikromeren des achtzelligen Stadiums mit den Makromeren desselben erhält man den Eindruck, daß die Zahl der Apparatelemente annähernd im geraden Verhältnisse zum Volumen der betreffenden Zelle steht. Da die Form und diffuse Verteilung der Apparatelemente in den Blastomeren des zweizelligen Stadiums vollkommen denjenigen entsprechen, wie sie schon früher für einen anderen Pulmonaten (Helix — W e i g l Fig. 6 seiner Arbeit) in seinen ausgewachsenen Ovocyten nachgewiesen wurden, so würde die Annahme nahe liegen, daß in dieser Tiergruppe der Golgische Apparat der Eizelle, der uns den größten Teil des Blastomerenapparates ausmacht, durch den Befruchtungsakt weder morphologisch noch topographisch durchgreifend geändert wird.

2. Aehnlich wie in den Blastomeren der Furchungsstadien, tritt uns der Apparat auch in sämtlichen Ekto-, Ento- und Mesodermzellen junger Gastruale in diffuser Verteilung auf. Die Form der Apparatelemente gleicht hier ebenfalls lamellösen Schalen und Kapseln, sie bleibt somit von der Eifurchung bis zu diesem Entwicklungsstadium unverändert.

3. In den meisten Zellen der unserseits untersuchten Larvenstadien hat der Golgische Apparat den diffusen Typus aufgegeben und gehört hier entweder dem komplexen Typus an (Nervenzellen, Nuchalzellen, Mesodermzellen der Körperhöhle) oder er zeigt zu diesem eine mehr oder weniger weitgehende Annäherung, indem seine Elemente auf einen Plasmabezirk beschränkt sind, was in allen Epithelien und in der Urniere zu beobachten ist. Der komplexe Apparat der Nerven-, Nuchal- und Mesodermzellen der Körperhöhle erscheint uns in Form von größeren, geschlossenen oder gefensterten Kapseln und Schalen, zu einer an Zahl in jeder Zelle, die dicht an den Zellkernen zu liegen kommen. Die in den Epithelzellen über den Zellkernen und in der Urniere entlang des Urnierenkanals angesammelten Apparatelemente können entweder lose nebeneinander gelagert sein und dieselbe Form aufweisen, wie die Apparatelemente der Blastomeren (beflimmerte Epithelzellen der Mundhöhle, des Oesophagus, des Velums und Urnierenzellen), oder sie erscheinen zu länglichen rinnen- und schlauchförmigen Gebilden ausgewachsen, die teilweise zusammenhängen (Schalendrüse, Nieren- und flimmerloses Mundhöhlen-Epithel). Eine Ausnahme machen in den Larvenstadien nur die großen Eiweißzellen, deren Apparatelemente diffus im Plasma verstreut sind und ihrer Form nach denjenigen der Blastomeren gleichen.

4. Aus dem Vergleiche der Furchungsstadien und der Gastrula mit den Larvenstadien ergibt es sich somit, daß der Golgische Apparat während der Embryonalentwicklung aus dem diffusen Typus in den komplexen übergeht und ihn in manchen Zellen vollkommen erreicht, in anderen ihm nahekommt, wobei zu erwarten ist, daß er ähnlichen Wandlungen, obwohl vielleicht erst am Ende der Embryonalentwicklung, auch in den Eiweißzellen, respektive in deren Derivaten, unterliegt.

5. Bezüglich der Frage nach dem genetischen Verhältnisse des Golgischen Apparates und der Mitochondrien ließ sich an unserem Untersuchungsobjekte folgendes feststellen: Vom Anfange der

Embryonalentwicklung, nämlich schon im zweizelligen Furchungsstadium, wie auch in sämtlichen älteren, die bei unserem Studium in Betracht kamen, erscheinen beide Plasmakomponenten als verschiedene Gebilde, die voneinander durch die Zahl, Größe, Form und chemisch-physikalische Beschaffenheit ihrer Elemente differieren, wozu sich in den Larvenstadien noch topographische Unterschiede anschließen. Angesichts dieser Reihe von Differenzen, die schon zu Beginn der Embryonalentwicklung deutlich auftreten und in den älteren Entwicklungsstadien erhalten bleiben, möchten wir den Golgischen Apparat und die Mitochondrien als besondere und verschiedene Plasmakomponenten betrachten, zwischen welchen keine genetische Beziehung zu beobachten ist.

6. Bezüglich der Frage, ob der diffuse Golgische Apparat ein charakteristisches Merkmal für diejenigen Zellen ist, die sich lange in Ruhe befinden, oder in denen die Teilungsfähigkeit geschwächt oder erloschen ist, verweisen wir auf die Zellen der Furchungs- und Gastrulastadien, die, obwohl ganz besonders teilungsfähig, doch einen ausgesprochen diffusen Apparat in sich führen.

7. Die Tatsache, daß die Blastomeren der Furchungsstadien einen diffusen Apparat enthalten, während dem in dieser Entwicklungsperiode eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten der Kernmasse stattfindet (was für andere Tiergruppen [G o d l e w s k i — Seeigel] und auch speziell für Mollusken [J e n n i n g s — Crepidula, C o n k l i n — Crepidula, Fulgur, L a m s — Arion] festgestellt wurde), würde gegen die Vermutung sprechen, als ob dem Apparate des in Furchung begriffenen Eies eine Vermittlerrolle zwischen Kern und Protoplasma zukäme.

8. Angesichts dessen, daß in den Zellen der jüngsten Entwicklungsstadien, während Ruhe und Teilung, der Apparat in diffuser Zerstreuung auftritt, würde die perizentrosomale Lage dieses Plasmakomponenten, inwiefern sie zu Ende der Embryonalentwicklung oder bei Jungtieren sich beobachten ließe, als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten sein, die erst dann zustande kommen kann, wenn in der Zelle sich die Bedingungen derart geändert haben, daß eine Umwandlung des diffusen Apparates in einen komplexen möglich ist. Da wir nun sehen, daß der diffuse Apparat den allerjüngsten Entwicklungsstadien zukommt, deren Zellen dicht mit Dotterkugeln beladen sind, während in den Zellen der Larvenstadien, in welchen der Dotter schon größtenteils verbraucht ist, der Apparat

dem komplexen Typus angehört oder sich ihm nähert, so würde die Annahme plausibel erscheinen, in den Dotterkugeln diejenigen Gebilde zu erblicken, die, sei es mechanisch oder auf eine andere Weise, der Konzentrierung der Apparatelemente, auf einen kleineren, beschränkten Plasmabezirk, im Wege stehen, so daß der genannte Vorgang erst dann stattfinden kann, wenn der Dotter in seiner Masse reduziert und das Zellenplasma mehr dotterfrei geworden ist. Diese Annahme von einer gegenseitigen topographischen Beeinflussung des Apparates und des Dotters würde auch, wie uns scheint, in den Tatsachen eine Stütze finden, die uns aus der Ovogenese der Wirbeltiere und mancher Wirbellosen (Ascidien) bekannt sind, wo gleichzeitig mit dem stärkeren Anwuchse der Zahl der Dotterkugeln der komplexe Apparat in diffuse Verteilung gerät, was sehr wahrscheinlich durch die letzteren bewirkt wird. Es würde im Zusammenhange mit diesen Tatsachen auch die Vermutung nahe liegen in anderen Zellen, gewissen Plasmabestandteilen dieselbe Rolle zuzuschreiben, die uns in bezug auf den Apparat in den wachsenden Ovocyten für die Dotterkugeln plausibel erscheint und in den mehr oberflächlich gelegenen Zellen der mehrschichtigen Pflasterepithelien die Ablagerung des Keratins, in den wachsenden Nervenzellen dagegen die stärkere Entwicklung der Tigroidsubstanz und des Neurofibrillennetzes für die Ausbreitung des zuerst streng lokalisierten Apparates auf größere Plasmapartien verantwortlich zu machen.

4. Zur Morphologie des Golgischen Apparates.

Nachdem die Untersuchungen über den Golgischen Apparat auf eine Reihe von wirbellosen Tieren ausgedehnt wurden, stellte es sich bald heraus, daß diesem Plasmakomponenten in vielen Fällen nicht die Form eines Netzgebildes zukommt, sondern daß er im Zellenplasma in zahlreiche Elemente aufgeteilt erscheinen kann, wobei dann letztere entweder vollkommen frei nebeneinander gelagert sind oder nur ganz lose miteinander zusammenhängen. Aus diesem Grunde hat eben Nusbaum in seinem Sammelreferat vorgeschlagen, die bis jetzt vielerseits für diese Struktur angewandte Bezeichnung „Netzapparat" (Apparato reticolare) aufzugeben und sie kurzweg mit dem Namen „Golgischer Apparat" zu belegen, wobei letzterer nichts Näheres über die Morphologie des Apparates aussagt und somit für alle Apparatformen in Anwendung gebracht werden kann.

In den meisten Fällen, in denen die Apparatelemente entweder frei im Zellenplasma gelegen oder nur lose zusammenhängend angetroffen wurden, hat man sie als Fadengebilde beschrieben und für sie die Form von halbringförmig gebogenen oder zu Ringen geschlossenen Fäden angenommen. Die genannten Fadenformen haben Weigl in den Ganglienzellen der Gastropoden (Helix), Poluszynski in den Ganglienzellen der Crustaceen, Bialkowska und Kulikowska in den Ganglienzellen mancher Insekten und Hirschler in den Spermato- und Ovocyten von Ascaris lumbricoides beobachtet. Während unserer weiteren Untersuchungen über den Golgischen Apparat in den Ovocyten von Cione intestinalis (1916) sind wir wiederum diesen ring- und halbringförmigen Apparatelementen begegnet und nach genauer Besichtigung dieser mittels starken Systemen zur Ueberzeugung gekommen, daß es sich in diesem Falle nicht um fadenförmige, sondern um membranöse, beziehungsweise lamellöse Gebilde handelt, die im optischen Schnitte fadenförmige Strukturen vortäuschen. Bezüglich der Apparatelemente in der zuletzt genannten Zellenart äußerten wir uns folgendermaßen: „Bei schwächerer Vergrößerung zeigen sie oft eine Aehnlichkeit mit Ringen und Halbringen, bei stärkeren Objektiven erweisen sie sich dagegen meistens als kuppelförmig gebogene Lamellen oder offenstehende Schalen, oder als allseits geschlossene Hohlkugeln. Da die Schwärzung dieser Gebilde transparent ist, täuschen sie im optischen Schnitte Ringe und Halbringe vor.“ Aehnlich haben wir schon zuvor (1914) die rundlichen Apparate in den Kragenzellen des Süßwasserschwammes (Spongilla) aufgefaßt, die „bei schwacher Vergrößerung . . . als kreisrunde oder ovale . . . Ringe (erscheinen), unter starken Objektiven . . . sich als bläschen- oder kapselförmige Gebilde erkennen (lassen). Da die Osmiumschwärzung der Lipoidstrukturen, wie bekannt, ziemlich transparent ist, erscheint ein bläschenförmiges, in seinem Innern ungeschwärztes Gebilde, im optischen Schnitte als ein Ring.“ Im Zusammenhange mit diesen Tatsachen möchten wir auf die Zentralkapseln in den Geschlechtszellen der Wirbeltiere hinweisen, die, wie uns Sjövall zuerst gezeigt hat, den Golgischen Apparat dieser Zellen darstellen und an den bläschen- und lamellenförmigen Nebenkern der Helix-Spermatiden erinnern, dessen Apparatcharakter seitens Weigl festgestellt wurde. An diesen Tatsachenbestand schließen sich nun in der vorliegenden Arbeit neue Befunde an, aus

denen es sich ergibt, daß in einer Reihe von Entwicklungsstadien eines Gastropoden (Limnaea) der Apparat uns ebenfalls als ein lamellöser Plasmakomponent erscheint, dessen schalen-, bläschen-, rinnen- und schlauchförmige Elemente verschiedene Fadengebilde im optischen Schnitte vortäuschen, oder welchem in manchen Zellen (Nerven-, Nuchalzellen) die Form von größeren geschlossenen oder gefensterten Kapseln zukommt und er somit auch hier seinen lamellösen Charakter manifestiert. Angesichts dessen, daß für eine Reihe von Fällen nachgewiesen wurde, daß lamellöse Apparate und Apparatelemente durch halbring- und ringförmige Fädchenstrukturen vorgetäuscht werden, würde uns die Annahme richtig erscheinen auch für andere Zellarten (Ganglienzellen von Helix, Crustaceen und Insekten — Weigl, Poluszynski, Bialkowska-Kulikowska, Geschlechtszellen von Ascaris — Hirschler), für welche ring- und halbringförmige fädchenartige Apparatelemente beschrieben wurden, letztere als lamellöse Gebilde aufzufassen. Somit würde der Golgische Apparat bei mehreren Tiergruppen (Vertebraten, Mollusken, Crustaceen, Insekten, Nematoden, Tunicaten, Spongien), in einer Reihe von untersuchten Zellarten, die Form eines lamellösen Plasmakomponenten aufweisen und nicht, wie vielerseits angenommen wird, fast ausschließlich den Charakter einer Fädchen-Struktur tragen. —

Aus unseren Untersuchungen ergeben sich noch einige Befunde, auf die im 3. Kapitel kurz hingedeutet wurde, die, wie uns scheint, zur Kenntnis der Morphogenese des Golgischen Apparates etwas beitragen können, weswegen sie hier eingehender zu behandeln sind. Wir haben nämlich schon vorher angegeben, daß in manchen Epithelzellen (Mundhöhle, Schalendrüse) der Larvenstadien von Limnaeus die über den Zellkernen gelagerten Apparatelemente eine Reihe von Uebergangsformen aufweisen, die von den rundlichen, kugel- und schalenförmigen Gebilden zu den länglichen, rinnen- und schlauchförmigen hinüberführen und haben die Meinung geäußert, diese Formenreihe sei als eine Reihe von Entwicklungsstadien eines Apparatelementes zu betrachten, welches durch Dehnung oder Längenwachstum sich allmählich aus einem rundlichen Gebilde in ein längliches umwandelt. Durch diese Umwandlung hätten wir,

wie uns scheint, den Weg angedeutet, welcher in anderen Fällen zu Apparatformen führen kann, die auch bei genauer und gründlicher Prüfung als fadenähnliche Gebilde erscheinen werden. Denken wir uns, daß die Dehnung der lamellösen Apparatelemente weiter geht, wie bei den unserseits untersuchten Larvenstadien und sie dadurch immer dünner und fadenähnlicher werden, zugleich aber auch die Tendenz zeigen, was bei unserem Objekte (Mundhöhlen-, Schalendrüsenepithel der Larvenstadien) zu beobachten war, sich an ihren freien Enden unter verschiedenen Winkeln miteinander zu verbinden, so können auf diese Weise aus losen lamellösen Apparatelementen komplexe Apparate entstehen, die hernach das Aussehen fädchenförmiger, netzartiger Gebilde annehmen, an denen von ihrem früheren lamellösen (rinnen- und schlauchförmigen) Charakter wenig oder gar nichts zurückgeblieben ist. Dabei ist es vielleicht interessant zu erwähnen, daß einige Autoren (Ramon y Cajal, Collin und Lucien, Bensley) typische, netzartige Apparate, wie sie in den Zellen der Wirbeltiere anzutreffen sind, als kanälchen-, respektive als schlauchförmige, also auch als lamellöse Gebilde angesprochen haben, die, wie heute allgemein angenommen wird, von den Trophospongien-Kanälchen zu unterscheiden sind.

Zuletzt möchten wir uns einer Frage zuwenden, von deren Klärung, angesichts der großen Schwierigkeiten, auf welche die Untersuchung des Apparates in den lebenden Zellen trifft, wir derzeit noch erheblich entfernt sind, dennoch sie bei unseren Apparatstudien nicht aus dem Auge verlieren können, nämlich der Frage, ob die verschiedenen Apparatformen, wie sie am fixierten Materiale zu betrachten sind, den vitalen Verhältnissen entsprechen, respektive, inwiefern diese Plasmakomponenten in ihrer Gestalt durch die technischen Eingriffe künstlich geändert sind. Dieser Frage wollen wir hier an Hand der einfach gebauten Apparatelemente, wie sie in den Zellen der Furchungsstadien und der Gastrula bei Limnaeus zu sehen sind, näher treten. Wir erinnern uns aus der früheren Darstellung, daß ihnen die Form von Hohlkugeln, respektive Bläschen oder offenstehenden Schalen zukommt, wobei sie dann im ersten Falle (geschlossene Bläschen) eine gewisse Substanz in sich einschließen und sie vollkommen von dem übrigen Zellenplasma abgrenzen, während im zweiten Falle (offene Schalen) ihr Inhalt mit dem Außenplasma in Verbindung steht. Diese innerlich gelegene Substanz, deren Beschaffenheit uns derzeit nicht näher bekannt ist

und die wir der kürzeren Ausdrucksweise wegen „Apparatinhalt“ nennen wollen, macht zusammen mit der ihr peripher anliegenden lipoidoferen Apparathülle ein Ganzes aus, welches sehr den Sekretgranula, wie sie in verschiedenen serösen Drüsen beobachtet wurden (Heidenhain — Beckendrüse von Triton, Fleischer — Tränendrüse des Rindes u. a. N.), ähnlich ist. Nun wissen wir, daß die Scheidung der Substanzen im Sekretgranulum in eine periphere Hülle und zentrale Masse erst mit dem Anwuchse des letzteren zustande kommt und als ein, durch die Aufnahme von gewissen Stoffen aus dem Außenplasma verursachter Entmischungsvorgang aufgefaßt wird (Sjövall — Ependymcyste), während wir zwischen den Apparatelementen keine homogenen granulären Vollgebilde antreffen, sondern überall liegen die lipoidoferen Apparathüllen ihren Apparatinhalten auf. Da uns anderseits die Erfahrung lernt, daß die Osmiumreduktion erst nach einer gewissen „Verquellung“ des Apparat-Lipoids stattfindet, welch letztere aber eine Entmischung der mit dem Lipoide verbundenen Stoffe sehr wahrscheinlich macht, so würde es einstweilen schwer zu entscheiden sein, ob in der lebenden Zelle der Apparatinhalt und die Apparathülle als gesonderte Gebilde in derjenigen topographischen Beziehung vorhanden sind, wie sie uns am fixierten Materiale zum Vorschein treten, oder ob sie im Leben ein einheitliches homogenes Ganze bilden, welches erst durch den technischen Eingriff entmischt und in zwei Komponenten zerlegt wird. Manche an anderen Plasmaeinschlüssen, nämlich an den Dotterkugeln der Ascaris-Ovocyten meinerseits gemachten Beobachtungen, würden es vielleicht wahrscheinlich machen, daß die lipoidoferen Apparathüllen nicht durch eine technisch verursachte Entmischung entwickelt werden, sondern daß sie als solche in der lebenden Zelle vorhanden sind; ich konnte mich nämlich überzeugen, daß die lipoidofere, mittels Osmiumsäure schwärzbare Hülle der Dotterkugel sich auch in der frischen, lebenden Ascaris-Ovocyte mittels Neutralrotfärbung nachweisen läßt und daß sie zuerst als ein allseits geschlossenes Bläschen erscheint, welches sich nach längerer Einwirkung des Farbstoffes artifiziell ändert, an einer oder an mehreren Stellen einreißt und sich schließlich in eine offenstehende Schale oder ein „Halbmondkörperchen“ (Heidenhain) umwandelt, in welcher Form wir sie auch im Osmiumpräparat antreffen. Angesichts dessen würde vielleicht die Annahme wahrscheinlich erscheinen, daß auch die lipoidoferen

geschlossenen Apparat-Hohlkugeln und Apparat-Schläuche als solche der lebenden Zelle zukommen und daß manche von ihnen, da die Diffusionsverhältnisse von Stelle zu Stelle variieren, durch das Fixierungsverfahren geändert und in offenstehende Schalen oder offene Röhrchen und rinnenförmige Gebilde verwandelt werden. Sollte es sich bestätigen, daß die Apparatsubstanz in Form von geschlossenen Hüllen in den lebenden Zellen vorhanden ist, so würde die Vermutung nahe liegen, ihr die Rolle von Isolationsmembranen zuzuschreiben, die den „Apparatinhalt" von dem übrigen Plasma gewissermaßen isolieren und somit zur Erhaltung der Heterogeneität und der Organisation des ganzen Zellenplasmas beitragen. —

Lemberg, im Dezember 1916.

Literaturverzeichnis.

1. Arnold, J., Ueber Protoplasmastrukturen und ihre funktionelle Beddeutung. Jena 1914.
2. Ballowitz, E., Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphäre. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 56, 1900.
3. Barinetti, C., L'apparato reticolare interno e la centrosfera nelle cellule di alcuni tessuti. Boll. della Soc. Med.-Chir. di Pavia 1912.
4. Bensley, R., Studies on the pancreas of the Guinea pig. Amer. Journ. of Anatom. vol. 12, 1911.
5. Berenberg-Gossler, v., H. Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern-Plasmastrukturen. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 81, 1912.
6. Bialkowska, W. und Kulikowska, Z., Ueber den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1912.
7. Biondi, C., Sulla fina struttura dell' epithelio dei plessi coroidei. Archiv f. Zellforschung Bd. 6, 1911.
8. Cattaneo, D., Ricerche sulla struttura dell' ovario dei Mammiferi. Archiv ital. di Anat. e. Embr. vol. 12, 1914.
9. Collin et Lucien, Observations sur le réseau interne de Golgi dans les cellules nerveuses des Mammiferes. Compt. rend. Assoc. Anatom. Nancy, 1909.
10. Conklin, E. G., Cell size and nuclear size. Journ. Exper. Zool. Philadelphia vol. 12, 1912.

11. Deineka, D., Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. Anatom. Anzeiger Bd. 41, 1912.
12. Ders., Beobachtungen über die Entwicklung des Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode I. Die Entwicklung der Knochenzellen im perichondralen Prozesse. Anatom. Anz. Bd. 46, 1914.
13. Duesberg, J., Plastosomen, „Apparato reticolare interno" und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anatom. und Entwicklungsgesch. 1912.
14. Ders., Trophospongien und Golgischer Binnenapparat. Verhandlungen d. Anatom. Gesellschaft 1914.
15. Ernst, P., Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verhandlungen d. deutsch. pathol. Gesellschaft, 17. Tagung, München 1914.
16. Fananas, R. y, Nota preventiva sobre aparato reticular de Golgi en el embrion de pello. Trab. Lab. Investig. biolog. Univers. Madrid 1912.
17. Ders., Alteraciones del aparato reticular de Golgi en las celulas gigantes y otros elementos del tuberculo. Ibid., vol. 11, 1913.
18. Godlewski, E., Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv f. Entwickl.-Mech. d. Organismen Bd. 26, 1908.
19. Golgi, C., Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. Archiv. ital. de Biol. vol. 31, 1900.
20. Ders., Intorno alla struttura delle cellule nervose della corteccia cerebrale. Verhandlg. Anat. Gesell. Pavia 1900.
21. Hirschler, J., Ueber die Plasmastrukturen. (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. (Spermato- und Ovogenese.) Archiv f. Zellforschung Bd. 9, 1913.
22. Ders., Ueber Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten-, Spongien- und Protozoenzellen. Anat. Anzeiger Bd. 47, 1914.
23. Ders., Ueber die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Ascidien-Ovarium). Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 89, 1916.
24. Jennings, H. S., Nuclear growth during early development. Amer. Natural. vol. 45, 1912.
25. Jörgensen, M., Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. (Die Wachstumsperiode). Festschrift f. R. Hertwig Bd. 1, 1910.
26. Lams, H., Recherches sur l'oeuf d'Arion empiricorum (Accroissement, maturation, fecondation, segmentation). Memoir. Acad. Sc. Belg. T. 2, 1910.
27. Marcora, F., Ueber die Histogenese des Zentralnervensystems mit besonderer Rücksicht auf die innere Struktur der Nervenelemente. Folia neurobiologica vol. 5, 1911.

28. Meves, F., Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 75, 1910.

29. Nusbaum, J., Ueber den sogenannten inneren Golgischen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Zusammenfassendes Referat. Archiv f. Zellforschung Bd. 10, 1913.

30. Perroncito, A., Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies, et appareil reticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dyctiocinèse. Archiv ital. de Biol. T. 54, 1910.

31. Ders., Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen). Archiv. f. mikr. Anatom. Bd. 77, 1911.

34. Poluszynski, G., Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1911.

35. Popoff, M., Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix; mit Anhang: In der Frage nach dem Spermatosoendimorphismus bei Paludina vivipara. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 70, 1907.

36. Ramon y Cajal, Une méthode simple pour la coloration élective de reticulum protoplasmique et ses résultats dans les divers centres nerveuse. Bibl. Anat. T. 14, 1903.

37. Schreiner, K. E., Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von Myxine glutinosa. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 89, 1916.

38. Sjövall, E., Ueber Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte, Bd. 30, 1906.

39. Ders., Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anatom. Anzeiger, Bd. 28, 1906.

40. Ders., Ueber eine Ependymcyste embryonalen Charakters (Paraphyse?) im dritten Hirndivertikel mit tödlichem Ausgang. Zugleich eine Beobachtung wahrer lipochromer Veränderungen mit Auftreten von „Halbmondkörperchen".

41. Smirnow, A. v., Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem 4monatlichen menschlichen Embryo. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 59, 1901.

42. Terni, T., Condriosomi, idiozoma e formazioni periidiosomiche nella spermatogenesi degli Anfibii (Ricerche sul Geotriton fuscus). Archiv f. Zellforschung Bd. 12, 1914.

43. Stricht, O. van der, La structure de l'oeuf des Mammifères (Chauve-souris). Vesperugo noctula. 3. Partie: L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Memoir Acad. Ss. Belg. Ser. II, 1909.

44. Verson, S., Contributo allo studio delle cellule giganti tubercolari e di altri elementi cellulari normali e patologici. Arch. per le Sc. med. vol. 32, 1908.
45. Weigl, R., Zur Kenntnis des Golgi-Kopschschen Apparates in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verhandlungen d. 8. internat. Zoolog. Kongr. Graz 1912.
46. Ders., Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1912.
47. Wierzejski, A., Embriologie von Physa fontinalis L. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 83, 1905.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden unter dem Reichertschen Mikroskope mittels Camera lucida angefertigt; die Figuren 2, 5—10, 12, 21 bei einer Vergrößerung Oc. 4. Homog. Immersion $^{1}/_{12}$, die Figuren 1, 3, 4, 11 Oc. 1. Homog. Immersion $^{1}/_{12}$. Technisches Verfahren: Fig. 1—10, 13, 16—18, 20, 21 Vorfixierung in Sublimat-Osmiumsäure, nachträgliches Einlegen der Objekte auf längere Zeit in reine Osmiumsäure, Fig. 11, 12, 14, 15, 19 Fixierung in Champys Gemisch, Färbung mit Anilin-Fuchsin nach Altmann mit folgender Pikrinsäuredifferenzierung.

Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnungen:

b = Blastoporus
ek = Ektoderm
en = Entoderm
m = Mesoderm, Mesodermzellen
n = Niere
r = Epithel der Radulatasche
e = Epithel der Mundhöhle
g = Ganglion

Die schwarzen Gebilde im Zellenplasma auf Fig. 1—10, 13, 16—18, 20, 21 stellen Apparate resp. Apparatelemente dar. Die dunkelgrauen bis schwarzen, kleinen, granula-, stäbchen- und fadenförmigen Gebilde auf Fig. 11, 12, 14, 15, 19 machen das Chondriom (Mitochondrien) der betreffenden Zellen aus.

Tafel 1.

Fig. 1. Schnitt-Fragment (parallel zur Hauptachse durch ein zweizelliges Stadium), eine Blastomere darstellend.

Fig. 2. Schnitt-Fragment, ein Bruchstück einer Blastomere des vierzelligen Stadiums.
Fig. 3. Schnitt-Fragment, Mikromere und Makromere des achtzelligen Stadiums.
Fig. 4. Schnitt-Fragment, Blastomere des vierzelligen Stadiums in Teilung begriffen.
Fig. 5. Schnitt-Fragment, Schnittführung parallel zur Hauptachse, junge Gastrula.
Fig. 6. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Schnittführung parasagittal, Epithel der Radulatasche und der Mundhöhle, Ganglion pedale.
Fig. 7. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Schnittführung parasagittal, Epithel des Oesophagus.
Fig. 8. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Urniere längs getroffen.
Fig. 9. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Querschnitt durch die Urniere auf der Höhe des Riesenzellkernes, Urnierenkanal zweimal getroffen.
Fig. 10. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Schalendrüsen-Epithel.

Tafel 2.

Fig. 11. Schnitt-Fragment, parallel zur Hauptachse, eine Blastomere des zweizelligen Stadiums.
Fig. 12. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Epithel der Radulatasche und der Mundhöhle.
Fig. 13. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Niere mit anliegenden Mesodermzellen.
Fig. 14. Schnitt-Fragment, Bruchstück einer Makromere des achtzelligen Stadiums.
Fig. 15. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Niere.
Fig. 16. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Nuchalzellen.
Fig. 17. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Epithel des Augenbläschens; im Lumen des Augenbläschens ist der Linsenkörper zu sehen.
Fig. 18. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Mesodermzellen aus der Fußanlage.
Fig. 19. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Epithel der Schalendrüse.
Fig. 20. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Querschnitt durch die Urniere.
Fig. 21. Schnitt-Fragment, Larvenstadium, Eiweißzellen.

Zellstudien.

Von

B. Rosenstadt.

I.
Bau der Epidermiszelle.

Hierzu Tafel VII.

Von allen Zellarten des tierischen Organismus ist es die Epidermiszelle allein, die eine außerordentliche Mannigfaltigkeit von Funktionen aufweist. Sie bildet Pigment, Keratohyalin, resp. Eleidin, liefert die verschiedensten Hornsubstanzen, ihre Derivate bilden Talg, Schweiß.

Man sollte nun meinen, daß gerade diese Mannigfaltigkeit eine genauere Kenntnis ihres Baues voraussetzen müßte. Indessen trifft das keineswegs zu; es liegen nur spärliche Literaturangaben vor, die, wie wir sehen werden, den Gegenstand durchaus nicht erschöpfen.

Unna[1]) unterscheidet im Protoplasma zwei Grundsubstanzen, eine homogene, Spongioplasma, und eine körnige, Granoplasma.

Die erstere ist eine homogene, schwer färbbare Masse, die eine große Menge rundlicher Höhlen enthält, die vielleicht teilweise untereinander kommunizieren. Die Fasern verlaufen teils isoliert, teils netzartig verbunden in den Balken der spongiösen Grundsubstanz. Die Hohlräume der letzteren enthalten teils als körnigen Wandbelag, teils als lose oder dicht gepreßte Körner und Brocken des Granoplasmas, eine in basischem Methylenblau sehr stark tingible Substanz, welche von dem Fasersystem der Zelle durch das Spongioplasma getrennt ist.

Herxheimer[2]) (1899) schließt sich Bütschli an. Nach

[1]) Unna, Monatshefte für praktische Dermatologie, Bd. 19, 1894.

[2]) Herxheimer, Ueber die Struktur des Protoplasmas der Epidermiszellen. Dieses Archiv, Bd. 53.

ihm hat die Epidermiszelle eine wabige, im mikroskopischen Bild netzförmige Struktur. Die Fasern sind mit dem Material der Wabenwände nicht identisch, sondern durchsetzen das Netzplasma und zwar niemals die Vacuolen, sondern deren Wände.

Der am meisten bekannte Bestandteil des Protoplasmas sind die von Ranvier zuerst nachgewiesenen Protoplasmafasern. Ihre histologische Dignität ist bis jetzt noch nicht genügend geklärt. Während sie Ranvier selbst als Differenzierungsprodukte des Protoplasmas bezeichnet, ähnlich den Stärkekörnern der Pflanzenzellen, fassen sie andere Autoren als Protoplasma im Kupferschen Sinn auf. Ich[1]) selbst habe dieselben mit Rücksicht auf ihre Vermehrung und ihre Affinität zu basischen Farbstoffen als eigenartige Bildungen bezeichnet, die vom Protoplasma gebildet werden.

Die Interfibrillarsubstanz kann nach H. Rabl[2]) (1901) wegen der Kleinheit der Verhältnisse nicht mit Sicherheit erkannt werden; sie macht ihm bei stärksten Vergrößerungen den Eindruck eines feinsten Faser- und Gerüstwerkes.

M. Heidenhain[3]) unterscheidet außer der Protoplasmafaserung noch eine lebendige Grundsubstanz, welche an der Oberfläche zu einer feineren Grenzschicht verdichtet ist, der er im Gegensatz zu Studnicka[4]) den Namen Membran oder Peillicula zu geben ablehnt. Die Grundmasse ist feinporig und feinnetzig und als Matrix der fibrillären Struktur anzusehen.

Die Unzulänglichkeit aller dieser Angaben steht wohl damit in Zusammenhang, daß unsere Kenntnisse über den Bau der Zelle im allgemeinen und insbesondere über den Bau des Protoplasmas noch ziemlich mangelhafte sind.

Es ist geradezu auffallend, daß der Bau des Protoplasmas, in welchem sich alle Lebensvorgänge abspielen und über welches umfangreiche Forschungen der letzten Dezennien vorliegen, bei weitem nicht in dem Maße bekannt ist, daß es möglich wäre, auf

---

[1]) B. Rosenstadt, Ueber die Protoplasmafasern der Epidermiszellen. Dieses Archiv, Bd. 75.

[2]) H. Rabl, Histologie der normalen Haut. Mracek, Handbuch, S. 17, 1901.

[3]) M. Heidenhain, Plasma und Zelle, S. 964.

[4]) Studnicka, Vgl. Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39, Heft I, 1909.

die Frage, wie dasselbe eigentlich beschaffen ist, eine klare und befriedigende Antwort zu geben.

O. Hertwig[1]) scheint es sogar zur Zeit unmöglich zu sein, eine universelle Formel für die Protoplasmastruktur aufzustellen.

In jedem Fall müssen wir uns nur mit dem Hinweis auf die bisherigen Protoplasmatheorien begnügen, von welchen jede irgend eine besondere Bauart als charakteristisch bezeichnet. Entweder hat das Protoplasma einen spongiösen Bau (Heitzmann, Fromann, Klein), einen Filarbau (Flemming 1882), einen Granularbau (Altmann 1890) und endlich einen Schaum- oder Wabenbau (Bütschli 1892).

Seit mehreren Dezennien also ist gewissermaßen eine Stagnation auf diesem Gebiet eingetreten. Freilich ist das Substrat des Protoplasmas im allgemeinen ein äußerst schwieriges, die Bilder, die man beim Studium desselben zu Gesicht bekommt, mitunter derart unklar und unzugänglich, daß sie tatsächlich den mannigfachsten und subjektivsten Deutungen unterliegen können.

Unsere Aufgabe wäre nun, Methoden ausfindig zu machen, die die einzelnen Bestandteile des Protoplasmas klar zur Darstellung bringen würden. Es sind zwar eine Reihe von Untersuchungsmethoden entstanden, die manche Bestandteile und Eigenschaften des Protoplasmas aufdeckten; allein dieselben sind bei weitem nicht so weit gediehen, daß eine erschöpfende Darstellung des Protoplasmabaues möglich wäre.

Mit den vorliegenden Protoplasmafärbungen hat man kein Auskommen gefunden: ich kenne keinen Farbstoff oder Farbstoffgemisch, mit dem sich alle Bestandteile des Protoplasmas klar und deutlich darstellen ließen. Für die Protoplasmafasern haben wir zwar die ausgezeichnete Fibrinfärbemethode von C. Weigert, die Kromayer entsprechend modifiziert hat; sie färbt aber, wie ich zeigen werde, nur einen bestimmten Teil der Fasern, ein großer Teil des Protoplasmas bleibt entweder ungefärbt oder nimmt den Farbstoff nur schwach auf. Und in den Epidermiszellen ist es gerade der Bau der Interfibrillarsubstanz, der uns am meisten zu schaffen gibt, und über den wir bis nun noch vollständig im Unklaren sind. Es handelt sich ja um vollständig homogene, stark lichtbrechende Protoplasmabestandteile, die, in Kanadabalsam untersucht, sich nahezu ganz unserer Beobachtung entziehen und dadurch in der Literatur

[1]) O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1912.

zu ganz verfehlten Deutungen Anlaß gaben. Es ist mir ganz unverständlich, daß man diesen Uebelstand schon längst nicht beseitigt hat, auf den übrigens auch Bütschli[1]) im J. 1890 besonders aufmerksam gemacht hat.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Objekte: die Schnabel- und die Eizahnanlage des Hühnchens vom 7. Bebrütungstag angefangen, die Anlagen der Schwinsklauen von Embryonen von 7, 11 12, 16, 18 cm Rumpflänge, verschiedene Stellen der menschlichen Epidermis und ihrer Derivate, menschliche Embryonen von verschiedener Rumpflänge. Fixiert wurden die Objekte in Alkohol oder in Sublimat, und, wo es ging, wurde auch lebendes Material untersucht. Neben gefärbten Präparaten wurden konstant auch ungefärbte untersucht, da ich mich wiederholt überzeugt habe, daß unsere gebräuchlichen Farbstoffe Protoplasma und Kernteile ganz verdecken, oder sie ganz verunstalten.

Den Einschluß der Präparate in Kanadabalsam habe ich stark eingeschränkt; ich verwende dafür eine dünne, etwa 5%ige Glycerinlösung, in der sich einwandfreie Bilder erzielen lassen. Durch die geringere Lichtbrechung werden Bestandteile sichtbar, die im Kanadabalsam ganz unzugänglich sind. Die Untersuchung bei künstlicher Beleuchtung war auch namentlich bei starken Vergrößerungen ein ausgezeichneter Behelf.

Bau des Protoplasmas.

Wenden wir uns zunächst an die Verhältnisse, die die Zellen der Schnabel- und Eizahnanlage des Hühnchens bieten.

Wenn man nach Weigert-Kromayer gefärbte Schnitte untersucht, in welchen die Protoplasmafasern längs getroffen sind, so kommt es nicht selten vor, daß die ganze Schnittfläche der Zelle von dicht nebeneinander angeordneten longitudinalen Fasern bedeckt ist, von einer Interfibrillarsubstanz ist eigentlich nichts zu sehen. Dasselbe Bild erhält man dort, wo die transversalen Fasern getroffen sind. Bei näherer Untersuchung findet man nur eine gewisse Ungleichmäßigkeit, mit der die Fasern das Methylviolett aufnehmen. Intensiv mit dem Farbstoff gefärbt ist eigentlich nur eine relativ geringe Anzahl von Fasern, die übrigen nehmen den

[1]) Bütschli, Weitere Mitteilungen über die Struktur des Protoplasmas. Verhandlungen des Naturwissenschaftlich-Medizin. Vereins in Heidelberg, 1890.

Farbstoff nur ganz schwach auf oder bleiben ganz ungefärbt. Ich habe schon früher diese Beobachtung gemacht, führte aber diese Erscheinung nur auf eine ungleichmäßige Differenzierung zurück. Es stellt sich aber heraus, daß das keineswegs eine zufällige Ungleichmäßigkeit ist, man findet konstant eine mit Methylviolett intensiv gefärbte Faser, die rechts und links von je einer ungefärbten umgeben ist. Ich habe dieses Verhalten bei allen von mir untersuchten Objekten gefunden, und das weist jedenfalls auf eine gewisse Differenz zwischen den beiden Faserarten hin. Noch instruktiver kommt dieser Unterschied in ungefärbten und in Glycerin eingeschlossenen Präparaten dadurch zur Geltung, daß die in der Mitte befindliche Faser sich auch optisch von den beiden umgebenden, die homogen und ziemlich stark lichtbrechend sind, unterscheidet. Die mittlere Faser steht im innigen Zusammenhang mit den umgebenden und es läßt sich auch zwischen beiden eine gewisseAbhängigkeit feststellen: bei einer dünneren mittleren Faser sind die umgebenden dicker und umgekehrt (Fig. 1, 3). Außer diesen 2 Faserarten läßt sich im Protoplasma kein Bestandteil mehr nachweisen, so daß man gewissermaßen in Verlegenheit kommt, was wir eigentlich als die Interfibrillarsubstanz der Autoren anzusehen haben.

Ziehen wir zu Rate solche Schnitte, in welchen die Fasern quer getroffen sind, so erhalten wir Bilder, die über unsere Befunde jeden Zweifel zu beseitigen geeignet sind. Man sieht oft größere Protoplasmapartien, die mit Methylviolett intensiv gefärbte Granula aufweisen, die von einem homogenen, lichtbrechenden Hof umgeben sind (Fig. 1 T. 7), der den Farbstoff gar nicht aufnimmt und den wir in Balsampräparaten nur ganz undeutlich, verschwommen zu Gesicht bekommen.

Wiederum sind es Glycerinpräparate, die uns darüber volle Klarheit bringen. Es stellt sich nämlich heraus, daß jeder Hof in der Regel kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus 3 mehr oder weniger deutlich gesonderten Teilen von festerem Aggregatzustand zusammengesetzt ist, von welchen jeder ungefähr dem Durchmesser einer ungefärbten Faser entspricht (Fig. 2). Je nach der Schnittrichtung findet man oft ganze Protoplasmapartien, in welchen solche Granula mit den umgebenden Höfen in größerer Zahl dicht nebeneinander liegen (Fig. 1 T. 7).

Rekonstruieren wir jetzt diese Querbilder, so ergibt das eine in der Mitte mit Methylviolett intensiv gefärbte Faser, die aber von 3 Seiten von ungefärbten Fasern umgeben ist, resp. mit ihnen innig verbunden ist, und nicht von 2, wie man das an longitudinalen und transversalen Schnitten sehen konnte.

Aus solchen Fasergruppen wird nun das ganze Protoplasma aufgebaut.

Die Protoplasmafasern der Autoren sind somit weder Differenzierungsprodukte des Protoplasmas, ähnlich den Stärkekörnern, noch sind das Bildungen, die vom Protoplasma produziert werden. Sie bilden vielmehr selbst einen wichtigen Teil des Protoplasmas.

Es fragt sich nun, welchen Teil des Protoplasmas haben wir eigentlich als die Interfibrillarsubstanz zu bezeichnen?

Wählen wir Präparate, in welchen die ganze Schnittfläche von longitudinal oder transversal verlaufenden Fasern bedeckt ist, so liegen die letzteren, wie ich bereits erwähnt habe, so dicht nebeneinander, resp. sie sind so innig miteinander verbunden, daß eine Zwischensubstanz überhaupt nicht mehr möglich ist.

Die Interfibrillarsubstanz, glaube ich, war eigentlich nur ein Verlegenheitsbegriff. Man verstand eben nicht den Protoplasmabau.

Die Protoplasmapartien, die die mit Methylviolett gefärbten Granula umgeben, färben sich nicht und in Balsampräparaten werden sie dadurch ganz undeutlich, mitunter machen sie aber auch tatsächlich den Eindruck von Hohlräumen und Netzen.

Diese Protoplasmapartien wurden eben als von der Fasersubstanz verschieden als eine besondere Interfibrillarsubstanz bezeichnet.

Wir sahen aber, daß hier weder Hohlräume noch Maschen eines Netzwerkes vorliegen, daß es sich ebenfalls nur um quergetroffene Fasern handelt, die zumindest so solid sind wie die Protoplasmafasern der Autoren, daß somit auch die sog. Interfibrillarsubstanz einen distinkten Faserbau aufweist (Fig. 1, 3).

Irgend welche auffallende chemische Unterschiede zwischen beiden Faserarten konnten nicht festgestellt werden. Der einzige Unterschied besteht im optischen Verhalten beider Faserarten und

vielleicht noch darin, daß die mittleren basischen Farbstoffen mehr zugänglich sind.

Jetzt fragt es sich, bilden die beschriebenen Fasergruppen als solche tatsächlich die Grundlage des Protoplasmabaues der Epidermiszellen oder sind das etwa nur sekundäre Bildungen?

Schon in Trockenpräparaten macht es den Eindruck, daß sowohl die gefärbten als auch die ungefärbten Fasern keine einheitlichen Bildungen darstellen und besonders in Glycerinpräparaten sieht man mit aller Deutlichkeit, daß sie tatsächlich aus einer Anzahl von hintereinander gelegenen Teilen zusammengesetzt sind, die die Form eines rundlichen oder mehr oder weniger in die Länge gezogenen Granulums haben. Dem entsprechend findet man also an wirklichen oder optischen Querschnitten durch die Fasergruppen in der Mitte ein mit Methylviolett gefärbtes Granulum, welches von drei ungefärbten umgeben ist (Fig. 1, 2).

Die Anordnung dieser Einheiten ist bei verschiedenen Schnittrichtungen eine äußerst variable. Es lassen sich aber oft in einem Präparat eine ganze Reihe von Uebergangsstadien feststellen, die gewissermaßen zur Bildung einer Faser oder Fasergruppe führen.

Ich habe auf Fig. 3 versucht, solche Stadien wiederzugeben. An manchen Stellen sieht man eine Reihe von hintereinander gelegenen Einheiten, die nicht dicht aneinander stoßen, und zwar in der Mitte das gefärbte Granulum von 2 halbmondförmigen Teilen umgeben, so daß das ganze den Eindruck eines runden Körperchens macht (Fig. 3 a). An manchen Stellen rücken sowohl die mittleren als auch die umgebenden mehr aneinander (Fig. 3 b). Ein weiteres Stadium ist es, wenn sich die einzelnen Teile noch mehr strecken, so daß sie ganz dicht nebeneinander zu liegen kommen und gewissermaßen eine Faser bilden (Fig. 3 c, d).

Es handelt sich hier nicht etwa um Bildungsstadien, sondern offenbar um Kontraktions- und Dehnungszustände, welchen die Einheiten beständig ausgesetzt sind.

Wir sehen somit, daß das ganze Protoplasma von 2 Faserarten aufgebaut ist, von welchen jede aus einer Anzahl von Einheiten zusammengesetzt ist.

Die Einheiten, die somit die Grundlage der Architektonik des Protoplasmas bilden, stellen kurze, vierteilige, aus 2 Granula-

arten bestehende Gebilde dar, die ich als Tetrasomen bezeichnen will.

Was ich über die Eigenschaften der Fasergruppen angegeben habe, kann ich über die 2 Granulaarten wiederholen.

Die 4 Granula stehen miteinander in innigem Zusammenhang. In chemischer Hinsicht scheint zwischen beiden Granulaarten keine auffallende Differenz zu bestehen; wenigstens verhalten sie sich einer ganzen Reihe von chemischen Reagenzien gegenüber ganz identisch. In optischer Hinsicht findet man jedoch, daß die umgebenden Granula bedeutend lichtbrechender sind als das mittlere. In tinktorieller Hinsicht wäre noch hervorzuheben, daß das mittlere Granulum basischen Farbstoffen mehr zugänglich ist als die umgebenden.

Vielleicht wird es mit der Zeit gelingen, in physiologischer Hinsicht Verhältnisse aufzudecken, die eine nähere Charakterisierung der beiden Granulaarten ermöglichen werden. Auf alle Fälle handelt es sich nicht um flüssige, solartige, sondern um kontraktile kolloidale Gebilde.

Denken wir uns nun die Tetrasomen hintereinander angeordnet in longitudinaler, transversaler und in senkrechter Richtung, so erhalten wir das ganze Protoplasma aus Fasern zusammengesetzt, die nach den genannten 3 Richtungen verlaufen.

Die Verhältnisse, die uns die Klauenanlage bei Schweinsembryonen bieten, sind außerordentlich lehrreich. Die Zellen erreichen hier eine enorme Größe und gewähren dadurch einen noch näheren Einblick in den Bau des Protoplasmas.

Die Embryonen von 7 und 11 cm Rumpflänge eignen sich am besten zum Studium des Protoplasmabaues.

In den nach Weigert-Kromayer gefärbten Präparaten sehen wir, daß sich in jeder Zelle nur eine relativ geringe Anzahl von Fasern mit Methylviolett färben, daß jede derartige Faser rechts und links von gleich starken Fasern umgeben ist, die den Farbstoff nicht aufnehmen. In Protoplasmapartien, in welchen die Fasern beispielsweise longitudinal angetroffen werden, sehen wir beide Faserarten so dicht nebeneinander verlaufen, daß an irgend eine Interfibrillarsubstanz überhaupt nicht zu denken ist. Genau dasselbe Verhalten finden wir bei transversal verlaufenden Fasern. Endlich gewähren uns Querbilder einen vollständig klaren Aufschluß. In verschiedenen Abschnitten des Protoplasmas fallen

wiederum intensiv mit Methylviolett gefärbte Granula auf, die von einem homogenen, lichtbrechenden Hof umgeben sind (Fig. 6 T. 7). Auch hier läßt es sich mit aller Sicherheit feststellen, daß der Hof kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus 3 Teilen zusammengesetzt ist, von welchen jeder dem Durchmesser einer ungefärbten Faser entspricht (Fig. 4). Wir sehen somit auch hier, daß die sog. Interfibrillarsubstanz der Autoren ausschließlich aus Fasern zusammengesetzt ist, daß, mit anderen Worten, das ganze Protoplasma einen distinkten Faserbau aufweist (Fig. 6).

Untersuchen wir die Fasersysteme in Glycerinpräparaten und an Querschnitten, so sehen wir, daß dieselben aus genau denselben Tetrasomen zusammengesetzt sind, wie wir sie beim Hühnchen geschildert haben (Fig. 8, 7).

Bei Embryonen von 12 und 16 cm Rumpflänge ist die Faserbildung außerordentlich vorgeschritten, dabei nehmen die ungefärbten Fasern bedeutend an Dicke zu, so daß die mittlere dadurch ganz eingeengt wird.

Diese Bilder scheinen Heidenhain eine Längsspaltung von Fasern vorgetäuscht zu haben. Eine Vermehrung der Fasern durch Längsspaltung ist jedoch vollständig ausgeschlossen. Wenn das der Fall wäre, so müßte man z. B. zwei mit Methylviolett gefärbte Fasern nebeneinander liegen sehen, was niemals vorkommt.

In den im Balsam eingeschlossenen Präparaten entgehen einem die soeben geschilderten Verhältnisse nahezu vollständig. Und so mag es auch einem so routinierten Forscher wie Heidenhain ergangen sein. Die Tetrasomen und ihre Zusammensetzung aus 4 Plasmosomen, wie ich die einzelnen Granula bezeichnen will, sind ihm vollständig entgangen. Und so findet Heidenhain, daß die Summe der faserigen Bildungen nicht etwa das Protoplasma der Zelle darstellt, sondern er nimmt an, daß noch eine lebendige Masse vorhanden sein muß, welche die Basis der Faserstruktur bildet. Nur dürfte kaum, meint er, mit objektiver Sicherheit zu ermitteln sein, ob die Matrix eine ihr eigene histologische Struktur besitzt. Das, was zwischen den Fasern steckt, kann man nach H. nur durch starke Ueberfärbung kenntlich machen und dann sieht man, daß an den Stellen, welche in seiner Abbildung 580 leer erscheinen, „eine in sich zusammengesetzte Plasmamasse enthalten ist, in welcher zahlreiche feinste fibrilläre Differenzierungen vor-

kommen, welche aber bei der üblichen Art zu differenzieren entfärbt werden; der übrig bleibende Rest oder die eigentliche Grundsubstanz besteht aus einer homogenen oder feinnetzigen alle Teile einschließenden plasmatischen Substanz" [1]).

Wir sehen somit, zu welchen irrtümlichen Schlußfolgerungen H. nur durch mangelhafte Untersuchungsmethodik gelangen konnte.

Das ganze Protoplasma besteht hier genau so wie beim Hühnchen aus 2 Faserarten, die aus vierteiligen Tetrasomen zusammengesetzt sind. Von einer besonderen Interfibrillarsubstanz kann hier eben sowenig die Rede sein wie beim Hühnchen.

Studnickas [2]) Darstellung über die ersten Differenzierungen der Epidermiszellen der Embryonen von Bos taurus scheinen nicht den tatsächlichen Verhältnissen zu entsprechen. Sie differieren sowohl von den Angaben von Heidenhain als auch von denjenigen Bildern, die ich bei Schweinsembryonen beobachtet habe.

Das Morphoplasma ist nach St. ganz locker und nur selten ist es reichlicher vorhanden, und da sieht man, daß es spongiös und hie und da retikulär gebaut ist.

Ganz verfehlt sind die Angaben St.s über die weitere Entwicklung der Zellen und die Bildung der Tonofibrillen. Aus den Protoplasmareticula bilden sich im Innern der Zelle festere morphoplastische Balken und auf ihnen oder in ihnen scharf umgrenzte, durch ihre etwas bedeutendere Dicke und etwas auffallendes Färbungsvermögen vom gewöhnlichen Morphoplasmareticulum ziemlich abstechende Tonofibrillen, die den sog. Protoplasmafasern der späteren Zellgenerationen entsprechen (p. 159). Solche entstellte Bilder sind nur in Balsampräparaten möglich. Man braucht ja nur einen dünnen Schnitt in Glycerin zu untersuchen, und die Unhaltbarkeit dieser Darstellung wird sofort einleuchten.

Die zwei Granulaarten der Tetrasomen verhalten sich in chemischer, optischer und tinktorieller Beziehung genau so wie beim Hühnchen.

Die Anordnung der Tetrasomen, ihre Kontraktions- und Streckungszustände, die zur Faserbildung führen, habe ich in Fig. 8 dargestellt.

---

[1]) Heidenhain, Plasma und Zelle, S. 964.

[2]) Studnicka l. c.

Wenden wir uns jetzt zu der *menschlichen Epidermis*, über die wohl am meisten gearbeitet wurde. Ich habe eine ganze Reihe von normalen Epidermisstellen von Erwachsenen und von Embryonen von verschiedener Rumpflänge und außerdem manche pathologische Objekte, wie z. B. spitze Condylome, untersucht.

Hier finden wir Verhältnisse, die etwa die Mitte zwischen dem Hühnchen und der Schweinsklaue einnehmen. Die Fasern sind größtenteils nicht so stark wie beim Hühnchen und nicht so zahlreich wie in der Schweinsklaue (Fig. 13, 14).

Untersuchen wir nach *Weigert-Kromayer* gefärbte Präparate, so finden wir wiederum, daß die Zahl der mit Methylviolett gefärbten Fasern nur eine relativ geringe ist, und daß jede solche von Fasern umgeben ist, die den Farbstoff gar nicht oder nur sehr schwach aufnehmen.

Wählen wir Schnitte, in welchen die Fasern longitudinal oder transversal verlaufen, so sind sie ebenfalls so dicht nebeneinander angeordnet, *daß von einer Interfibrillarsubstanz keine Rede sein kann.*

Das gegenseitige Verhalten der Fasern ist wiederum an Querschnitten am leichtesten zu verstehen. Wir finden intensiv mit Methylviolett gefärbte Granula, welche von einem ungefärbten homogenen und lichtbrechenden Hof umgeben sind, der oft aus mehr oder weniger deutlichen 3 Teilen zusammengesetzt ist (Fig. 13 V, 15). Jeder Teil entspricht ungefähr dem Durchmesser einer ungefärbten Faser.

Es zeigt sich somit, *daß auch hier die Interfibrillarsubstanz der Autoren einen deutlichen Faserbau* aufweist.

Die Zusammensetzung der Fasern aus einer Anzahl von hintereinander gelegenen Tetrasomen ist manchmal hier scharf durchgeführt. Man findet oft ganze Protoplasmapartien, in welchen die Tetrasomen in stark kontrahiertem Zustand sich befinden, d. h. die mit Methylviolett gefärbten Granula von runder Form liegen hintereinander in einer Reihe ohne sich gegenseitig zu berühren, obwohl sie miteinander in Verbindung stehen; ebenso verhalten sich die umgebenden Granula. Von diesem Stadium ausgehend lassen sich eine Reihe von Stadien nachweisen, die ich als *Streckungszustände* bezeichnet habe, wodurch die hintereinander ge-

legenen Tetrasomen immer mehr miteinander in Berührung kommen, so daß sie eine mehr oder weniger deutliche Faserform annehmen (Fig. 14). Gegen das str. corn. zu, namentlich an solchen Stellen, wo die Hornschicht stärker entwickelt ist, bilden die Tetrasomen konstant eine Faserform, wobei die ungefärbten Fasern auf Kosten der gefärbten an Dicke zunehmen.

Wir sehen somit, daß der Bau des Protoplasmas sich genau so verhält, wie wir ihn beim Hühnchen und in der Schweinsklaue geschildert haben.

Ueberblicken wir jetzt die mitgeteilten Befunde, so ergibt sich, daß das Protoplasma der Epidermiszellen folgenden Bau aufweist.

Die morphologische Einheit des Protoplasmas bildet das sog. Tetrasom (Fig. 2, 7, 15). Es ist das ein winziges Körperchen, welches aus 4 Teilen, resp. Granula, die ich als Plasmosomen[1]) bezeichne, zusammengesetzt ist. Das mittlere Plasmosom (basophil) färbt sich mit Weigert-Kromayer intensiv violett und ist von 3 Plasmosomen (acidophilen) umgeben, resp. steht mit ihnen in innigem Zusammenhang, welche den Farbstoff nicht aufnehmen.

Außer diesen 2 Granulaarten haben wir im Protoplasma der Epidermiszelle keine Substanz mehr zu verzeichnen. Durch Aneinanderreihung der einzelnen Tetrasomen, entstehen nun die 2 Arten von Protoplasmafasern. Von einer Interfibrillarsubstanz kann demnach keine Rede sein.

Irgendwelche Hohlräume im Protoplasma, von welchen Unna spricht, sind absolut nicht vorhanden. Es sind das offenbar Trugbilder, welchen auch Heidenhain unterlag, als er von einer feinporigen oder feinnetzigen Grundsubstanz sprach. Solche Trugbilder entstehen bei unseren gewöhnlichen Protoplasmafärbungen, die wir in Kanadabalsam untersuchen.

Die Tetrasomen im optischen oder tatsächlichen Durchschnitt erinnern ganz an die Bilder, die Bütschli in seiner Schaum- oder Wabentheorie anführt. Ich werde bei einer anderen Gelegenheit auf diese Lehre näher eingehen. Hier will ich gleich feststellen, daß im Protoplasma der Epidermiszelle an

[1]) Selbstverständlich nicht im Sinne Arnolds (Ueber die Protoplasmastrikturen und ihre funktionelle Bedeutung 1914).

zwei miteinander nicht mischbare flüssige, eiweißhaltige Substanzen nicht einmal zu denken ist.

Die beiden Granulaarten, selbst im lebenden Zustand untersucht, weisen einen festeren kolloidalen Aggregatzustand auf; die Wände bestehen keineswegs aus einem zähen Hyaloplasma und der Inhalt ist kein flüssiges Enchylemma. Auch die physiologische Bedeutung, die man den Fasern, die die zwei Granulaarten bilden, zuschreibt, schließt eine derartige Annahme aus.

Bevor wir zu den Intercellularräumen und den Intercellularbrücken übergehen, wäre es noch von Interesse, zu wissen, in welcher Weise die Epidermiszellen nach außen begrenzt werden.

Manche Autoren nehmen na, daß die Epidermiszellen eine besondere Membran besitzen. Ich[1]) habe schon früher gezeigt, daß eine derartige Annahme ungerechtfertigt erscheint, da weder mit Reagenzien noch mit Farbstoffen eine Membran sich nachweisen läßt. Nachdem das ganze Protoplasma aus 2 Faserarten, resp. aus den sie bildenden Tetrasomen zusammengesetzt ist, so könnte man schon mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit von vornherein annehmen, daß auch die äußere Protoplasmagrenze einen ähnlichen Bau aufweisen dürfte. Und in der Tat bildet bei allen untersuchten Objekten die äußere Zellgrenze eine Lage von acidophilen Fasern, die namentlich in den jüngeren Zellen ihre Zusammensetzung aus einzelnen Plasmosomen deutlich nachweisen lassen (Fig. 1, 6, 13 ZG.). In älteren Zellen, namentlich gegen das str. corneum zu, wird die Faserlage etwas glänzender, nimmt eine mehr derbere Beschaffenheit an, aber ihre Zusammensetzung aus einzelnen Plasmosomen ist noch sehr oft angedeutet.

Was den Intercellularraum betrifft, so habe ich denselben in der bereits erwähnten Arbeit auf Grund der damals vorgelegenen Untersuchungen von Key und Retzius[2]), Flemming[3]), Cohen[4]) und anderer als einen Lymphraum angesehen. Ich zeigte damals, daß die im letzteren verlaufenden Intercellularbrücken nichts anderes als direkte Fortsetzungen der Protoplasma-

[1]) B. Rosenstadt, Ueber die Protoplasmafasern. Dieses Archiv. Bd. 75.

[2]) Key und Retzius, Biologische Studien, 1881.

[3]) Flemming, Ueber Intercellularbrücken. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 6.

[4]) Cohen, Anatomische Hefte, Bd. 5.

fasern darstellen. Ihre Zahl war eine relativ geringe, so daß man noch von einem besonderen Inhalt des Intercellularraumes sprechen konnte. Was die Knötchen betrifft, so konnte ich schon auf Grund der damaligen Literaturangaben feststellen, daß wir weder über die Beschaffenheit und die Bedeutung, noch über die Genese etwas positives wissen. Ich zeigte damals, daß die Knötchen keine konstanten Bildungen darstellen, daß ihre Form eine ziemlich variable ist, daß sie keine Verdickungen der Brücken sind, daß sie überhaupt keinen besonderen Bestandteil der Brücken bilden. Auf Grund des von mir genau ermittelten Faserverlaufes konnte mit einer gewissen Sicherheit festgestellt werden, daß die Knötchen nichts anderes als vom Schnitt getroffene Fasern darstellen. In dem Moment, als sich nachweisen ließ, daß die Fasern nach 3 Richtungen verlaufen und daß die Brücken direkte Fortsetzungen derselben bilden, so mußte schon a priori angenommen werden, daß sie auch in den Intercellularräumen einen ähnlichen Verlauf nehmen und daß wir somit auch hier, wie im Protoplasma selbst, auf quergetroffene Fasern stoßen müssen.

Nach der Feststellung des Protoplasmabaues müssen wir uns wiederum eine Reihe von Fragen vorlegen, die die soeben erwähnten Bildungen betreffen. Vor allem wäre nun zu ermitteln, welche Fasern eigentlich die Intercellularbrücken bilden?

Wählen wir ein nach Weigert-Kromayer gefärbtes Trockenpräparat, in welchem beispielsweise die longitudinalen Fasern durch den Intercellularraum aus einer Zelle in die andere ziehen. Rechts und links von jeder mit Methylviolett gefärbten Brücke ist anscheinend ein leerer Raum vorhanden; oberhalb oder unterhalb oder auch neben derselben findet man mitunter auch die Knötchen. Untersuchen wir aber ein ähnliches Präparat in Glycerin so findet man, daß jede mit Methylviolett gefärbte Brücke rechts und links von je einer stärker lichtbrechenden, ungefärbten umgeben ist, die mit der ersteren innig zusammenhängt und die bis jetzt entweder ganz übersehen oder unrichtig gedeutet wurde (Fig. 11, 18).

Diese Verhältnisse sind auch schon H. Rabl[1]) aufgefallen. . . Die Breite der Intercellularbrücken, sagt er, beweist die Richtigkeit der von Ranvier und Cajal gemachten Annahme, daß

[1]) H. Rabl, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut. Dieses Archiv, Bd. 48, S. 435.

die Brücken außer den Fasern noch aus einem Mantel nicht differenzierten Protoplasmas bestehen.

Wir finden also im Intercellularraum direkte Fortsetzungen der Fasersysteme des Protoplasmas, resp. ganze Protoplasmabschnitte, so daß wir denselben keineswegs als einen leeren, nur für die Ernährung bestimmten Raum (Lymphraum) ansehen können. In demselben zirkulieren die Ernährungsflüssigkeiten genau so wie im Protoplasma selbst.

Wählen wir wiederum Schnitte, in welchen die transversal verlaufenden Fasern von einer Zelle in die andere ziehen, so haben wir dasselbe Bild. Jede mit Miethylvolett gefärbte Brücke steht rechts und links mit einer ungefärbten in Verbindung. Wenn wir solche Epidermisstellen wählen, in welchen die Intercellularräume etwas breiter sind oder wenn wir sogar eine leicht oedematöse Epidermis wählen, so gelingt es nicht selten, zu beobachten, daß sowohl die mit Methylviolett gefärbten Brücken als auch die ungefärbten aus 2—3 Plasmosomen zusammengesetzt sind, genau wie wir das im Cytoplasma selbst finden (Fig. 18).

Sehr schöne Bilder liefern in dieser Beziehung noch Schnitte durch die Klauenanlage der Schweinsembryonen (Fig. 11, 12).

Ist nun die Annahme richtig, daß die Brücken ebenso wie die Fasern nach 3 Richtungen verlaufen, so müßte man eigentlich auch im Intercellularraum auf tatsächliche oder auf optische Querschnitte von Tetrasomen stoßen, d. h. wir müßten im Intercellularraum mit Methylviolett gefärbte Granula finden, welche von 3 Seiten von ungefärbten umgeben sind, wie wir das im Protoplasma selbst beschrieben haben und das trifft auch tatsächlich zu.

Bei allen untersuchten Objekten finden wir sehr oft Intercellularräume, in welchen die Brücken scheinbar fehlen und an ihrer Stelle nur die Knötchen vorhanden sind. Ich habe mir früher diese Bilder in der Weise zurechtgelegt, daß ich angenommen habe, es handelt sich in solchen Fällen um stark verkürzte Brücken. In Balsampräparaten war in dem Intercellularraum nichts mehr zu sehen. Untersucht man aber solche Präparate in Glycerin, so sieht man, daß jedes Knötchen von einem lichten homogenen Hof umgeben ist, der genau so beschaffen ist, wie wir ihn im Protoplasma geschildert haben (Fig. 12, 17).

Es ergibt sich somit, daß wir auch im Intercellularraum dasselbe Tetrasom finden, wie wir es im

Protoplasma kennen gelernt haben. Dadurch erscheint die Dignität der „Knötchen", über die eine ganze Menge von Ansichten und Theorien vorliegen, vollständig geklärt.

Es handelt sich also auch im Intercellularraum um tatsächliche oder optische Querschnitte von Tetrasomen, die in der Mitte ein mit Methylviolett gefärbtes Granulum („Knötchen") aufweisen, das von 3 ungefärbten umgeben ist.

Es verlaufen somit die Tetrasomen im Intercellularraum genau so, wie im Protoplasma selbst (Fig. 1, 6, 13).

Meine frühere Ansicht, daß die „Knötchen" keine selbständigen Bildungen darstellen, daß es sich nur um quergetroffene Fasern handelt, findet jetzt ihre volle Bestätigung.

Bau des Kernes.

Die ganze histologische Forschung beherrscht gegenwärtig eine Richtung, die darauf ausgeht, durch färberische Reaktionen, morphologische oder histologische Verhältnisse festzustellen oder solche aufzudecken.

Diese Richtung hat uns tatsächlich Aufschlüsse gebracht, die von bleibendem Wert sind. Aber man verfiel dabei in eine gewisse Einseitigkeit, indem man sich bei der histologischen Forschung hauptsächlich nur dieser Methode bedient hat. Das, was färberisch nicht zugänglich war, darüber tauchten Ansichten auf, von welchen eine auf die andere folgte.

Das Studium des Baues des ruhenden Kernes bietet in dieser Beziehung manche krasse Beispiele. Da war Tür und Tor färberischen Versuchen geöffnet. Wenn man die Resultate aller dieser Versuche überblickt, so muß man, wenn man ganz objektiv sein will, sagen, daß wir über den Bau des ruhenden Kernes noch lange nicht in dem Maße unterrichtet sind, als es möglich wäre, über denselben ein klares Bild zu bekommen. So viele Fragen stehen noch offen, daß wir endlich daran denken sollten, hier vollständige Ordnung zu schaffen.

Wir unterscheiden bekanntlich in dem Kern folgende Bestandteile und Substanzen: 1. eine Membran, 2. die Kerngerüste: Chromatin, Linin, 3. die Kernkörperchen und

4. den Kernsaft oder die Zwischensubstanz, die die Lücken zwischen Chromatin und Linin ausfüllt.

Versuche ich nun diese Bestandteile mit den beliebten Anilinfarbstoffen und ihren Kombinationen darzustellen, so bin ich immer in Verlegenheit, was ich eigentlich vor mir habe. Habe ich längere Zeit differenziert, so erhalte ich Bilder, die bei kürzerer Differenzierung ganz anders ausfallen. Ich weiß niemals genau was Kerngerüste sind. Die Bilder von Oxy- und Basichromatin wechseln außerordentlich. Von der Existenz eines Kernsaftes oder von dem Linin habe ich niemals eine klare Vorstellung gewinnen können.

Ich habe nun nach jahrelangen Versuchen die Anilinfarbstoffe nahezu ganz aufgegeben, nachdem ich mit anderen Mitteln einen vollständig klaren Einblick in den Bau des Kernes gewinnen konnte. Wenn man beispielsweise die Bilder ansieht, die bei Heidenhain in seinem trefflichen Werk „Plasma und Zelle" abgebildet sind, so muß ich diese als eine vollständige Entstellung des Kernbaues bezeichnen. Geradezu Karikaturen sind die Bilder, die man mit Eisenhämatoxylin erhält: ich wußte niemals, was ich eigentlich vor mir hatte. Diese Färbungen verdecken oft ganze Strukturen. Ich bin nun zu den alten Karmin- und Hämatoxylinfärbungen zurückgekehrt, mit welchen ich in progressiver Weise Färbungen vornehme. Man erhält dabei konstante und besser verständliche Bilder, die ich aber immer auch mit ungefärbten vergleiche. Auch hier habe ich den Balsameinschluß ganz eingeschränkt.

1. Die Kernmembran. Die verschiedenen Ansichten über das Vorhandensein oder Fehlen einer Membran will ich hier nicht anführen. Ich habe dieser Frage von jeher mehr Aufmerksamkeit zugewendet, weil ich bei verschiedenen früheren Untersuchungen Aufschluß darüber gewinnen wollte, welche Beziehungen zwischen dem abgeschlossenen Kern und dem Protoplasma bestehen. Wie Heidenhain angibt, ist es ihm nirgends gelungen, einen konstanten Zusammenhang etwaiger Veränderungen der Kernstruktur mit den funktionellen Zustandsänderungen des Plasmas festzustellen. Die Kerne scheinen ihm in Teilungsruhe, in einem ganz auffallenden Zustand der Untätigkeit zu verharren. Selbst bei gewaltigen funktionellen Aenderungen bleibt der Kern in völliger Ruhe.

Nachdem ich nach dieser Richtung hin ebenfalls keinen Aufschluß gewinnen konnte, d. h. nachdem es mir noch nicht gelingen

wollte, einen sicheren histologischen Zusammenhang zwischen Protoplasma und Kern nachzuweisen, legte ich mir die Frage vor, ob sich nicht auf histogenetischem Weg irgend welche Aufklärung erzielen liesse?

Untersuchen wir die Epidermiszellen beim Hühnchen etwa vom 7.—11. Bebrütungstag, so läßt sich um den Kern herum absolut keine Membran nachweisen. Der ganze Kern wird dagegen ringsherum von einem Kranz von miteinander zusammenhängenden Tetrasomen umgeben, die genau so gebaut sind wie im Protoplasma (Fig. 1, 5).

Also das Fehlen einer besonderen Membran in diesem Entwicklungsstadium zeigt jedenfalls auf einen möglichen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen Protoplasma und Kern hin. Die Tetrasomen, die den Kern umgeben, sind mitunter etwas gedrungener und dadurch lichtbrechender als im Protoplasma. In einem und demselben Präparat lassen sich oft charakteristische Veränderungen nachweisen, die zur Bildung einer membranartigen Umhüllung des Kernes führen. Die Tetrasomen werden nämlich sukzessive abgeplattet und dadurch etwas gedehnt, und dieser Prozeß schreitet nun weiter fort bis wir ein Stadium bekommen, in dem der Kern wie mit einem doppelten, scharfen und lichtbrechenden Saum abgesetzt erscheint. Aber an diesem selbst läßt sich noch die frühere Zusammensetzung aus einzelnen Tetrasomen mit aller Deutlichkeit nachweisen, so daß von einer eigentlichen Membran keine Rede sein kann.

Dieselben Verhältnisse finden wir auch bei Schweinsembryonen und bei menschlichen Embryonen (Fig. 10).

Wenn wir jetzt beim Menschen die Epidermiszellen des Erwachsenen in Betracht ziehen, so finden wir oft tatsächlich den Kern wie von einer Membran umgeben, namentlich in den gefärbten und in Balsam eingeschlossenen Präparaten. Nehmen wir aber ungefärbte und in Glycerin eingeschlossene Präparate, so läßt sich an der vermeintlichen Membran sehr oft ihre Zusammensetzung aus einzelnen Tetrasomen deutlich nachweisen. Daß die Bilder in einem und demselben Präparate oft wechseln, dürfte nur auf verschiedene physiologische Verhältnisse zurückzuführen sein (Fig. 13).

Im Kern der lebenden Epidermiszelle gibt es keine Membran.

Die Tetrasomen, aus welchen die vermeintliche Membran zusammengesetzt ist, unterscheiden sich von Anfang an nicht im geringsten von denjenigen des Protoplasmas. Es besteht somit keine Abgeschlossenheit des Kernes dem Protoplasma gegenüber: es dürfte vielmehr ein direkter Zusammenhang zwischen beiden bestehen.

Die schärfere Abgeschlossenheit in fixierten Präparaten ist keine reale. Das ist nur der Ausdruck der Einwirkung von Reagenzien auf die Tetrasomen, die zu verschiedenen Zeiten unter psysiologischen Verhältnissen notwendige chemische Veränderungen erfahren.

Ich will nur noch bemerken, daß mir die Annahme, daß bei beginnender Mitose die Kernmembran sich auflösen soll, ganz unwahrscheinlich erscheint.

Das Chromatin. Die chemische Seite der Frage werden wir hier nicht berühren, sie wurde allerdings bei allen diesen Forschungen in den Vordergrund gestellt. Sie scheint mir aber, wie wir noch sehen werden, sehr stark revisionsbedürftig zu sein.

Mich interessiert hauptsächlich die Frage nach der Morphologie des Chromatins.

Nach den Literaturangaben kommt dem Chromatin mit wenigen Ausnahmen (Chironomus) keine immer wiederkehrende Form zu. Wir erhalten oft in einem und demselben Präparat von einer und derselben Gewebsart die mannigfachsten Bilder. Das ist hauptsächlich bei Anwendung von Anilinfarbstoffen besonders auffallend.

Färbe ich z. B. eine Wanderzelle des Salamanders mit Ehrlich-Biondi, so wird das Chromatin grün gefärbt, dabei schaut es so aus, als ob es flüssig wäre, als ob es sich um fließende Tropfen handeln würde. Ein derartiges Präparat ist sehr schön und naturgetreu bei Heidenhain [1]) abgebildet. Färbe ich aber dieselbe Zelle mit einem anderen Färbegemisch, so schaut das Chromatin ganz anders aus. Ich war aber immer der Meinung, daß ein so wichtiger Körper wie das Chromatin, das während der Kernteilung die regelmäßigsten Formen zeigt, auch während der Ruhe irgend eine bestimmte Form und Struktur haben muß. Aber alle meine Versuche, in bezug auf die Morphologie des Chromatins mit den

[1]) M. Heidenhain, Plasma und Zelle, Fig. 52 A.

verschiedensten Anilinfarben zu irgend einem positiven Resultat zu gelangen, waren vergebens.

Ich bin mit der Zeit zur Ansicht gekommen, daß viele Anilinfarbstoffe entweder falsche Reaktionen geben, oder für das Chromatin nicht allein charakteristisch sind.

Wir sind aber leider trotzdem noch immer gezwungen zu Farbstoffen zu greifen, um das Chromatin nachzuweisen.

Die diesbezüglichen mikro-chemschen Untersuchungen dürfen schon mit Rücksicht darauf, daß unsere Kenntnisse über den Bau des Kernes noch sehr mangelhafte sind, nicht als vollgültig angesehen werden.

Wenn ich die sorgfältigen Untersuchungen von E. Z a c h a r i a s näher ins Auge fasse, so sind viele seiner Angaben, wie ich mich überzeugt habe, nicht immer ganz zutreffend, da unter seinen „Körperchen“ nicht immer Chromatin zu verstehen ist.

Versuchen wir jetzt Färbungen mit den alten Kernfärbemitteln, Borakarmin, Alaunkarmin, Pikrokarmin, Hämatoxylin in progressiver Weise vorzunehmen, so erhalten wir viel gleichmäßigere und konstantere Bilder als bei der Anwendung von Anilinfarbstoffen.

Bei allen von mir untersuchten Objekten färben sich in den Kernen mit dem von mir gerne angewendeten Delafieldschen Hämatoxylin eine relativ geringe Anzahl von mehr oder weniger runder Granula, die miteinander in keiner Verbindung stehen. Die Granula sind von wechselnder Größe und fallen sofort durch ihre intensivere Färbung auf (Fig. 1, 5, 6, 10, 13).

Färbe ich diese Körner mit basischen Anilinfarbstoffen oder Farbengemischen, so kann man es bei längerer Differenzierung so weit bringen, daß sie nur den basischen Farbstoff beibehalten. Aber wie weit man mit der Differenzierung gehen darf, zeigt ein Hämatoxylinpräparat an. Ich will damit nur auf die Unverläßlichkeit der Anilinfarbstoffe hinweisen.

A u ß e r d e n K ö r n e r n f ä r b t s i c h i n d e n K e r n e n m i t H ä m a t o x y l i n k e i n a n d e r e r B e s t a n d t e i l m e h r. A l s o d i e K ö r n e r a l l e i n s t e l l e n d a s C h r o m a t i n d e s K e r n e s d a r.

Die Zahl der Chromatinkörner ist im ruhenden Kern eine relativ geringe, vielleicht aber auch eine konstante. Ihre Anordnung in den Kernen ist keine regellose, immer zeigen sie die Tendenz, in einer bestimmten Richtung sich anzuordnen. In Zellgebieten, wo Karyo-

kinese vorkommt, findet eine Vergrößerung der Körner statt, auf die wir noch zurückkommen werden.

Jetzt wollen wir untersuchen, wie sich die Chromatingranula zu den übrigen Bestandteilen des Kernes, zu dem sog. Linin und dem Kernsaft verhalten.

Flemming nahm an, daß das Chromatin eine Lininggrundlage zur Basis hat, und meinte, daß in den feinen achromatischen Fäden das Linin frei zutag tritt. Nach Heidenhain (I. Bd. p. 150) haben wir im Kern außer der Membran und den Nukleolen eine etwas schwer färbbare gerüstartige Grundmasse (Plastin, auch Linin der Autoren) und in die eingelagert zweierlei Chromatingranula, basophile und oxyphile, welche sich derart verteilen, daß die ersteren meist in die gröberen, die letzteren in die feineren Teile der Gerüststruktur zu liegen kommen. Das Linin ist nach Heidenhain offenbar die formgebende sich gestaltende Substanz der Kernstruktur (p. 165). Die Chromiolen sind innerhalb des Linins frei suspendiert, weswegen die Formen der Kernstruktur und die Form der Chromosomen die Form des Linins im morphologischen Sinn sind. „Leider", sagt H., „ist es nur sehr wenig, was wir von Linin wissen. In den gröberen Strukturbalken wird diese Substanz meist durch die Färbung verdeckt und nur innerhalb der feineren Fädchenwerke gewahrt man sie als kurze, schwer färbbare Bindebrücken der Oxychromiolen."

Das Linin ist nach Heidenhain eine organisierte, mit Kontraktilität begabte Materie, die die beständige Verkürzung der Chromosomen hervorrufen.

Nach O. Hertwig bildet das Linin bald feinere, bald dickere Fäden, welche in vielen Fällen in dem Kernraum zu einem Netz- oder zu einem Gerüstwerk zusammentreten. Es färbt sich nicht mit Kernfärbemitteln, chemisch unterscheidet es sich auch vom Chromatin, das sich dem Linin in Form von Körnchen und Brocken auflagert. Das Linin gleicht nach Aussehen und Eigenschaften dem Protoplasma und scheint wie dieses Kontraktilität zu besitzen.

Der Kernsaft ist nach Hertwig bald spärlich, bald reichlicher vorhanden; er füllt die Lücken zwischen den aus Chromatin und Linin bestehenden Strukturen aus. Er läßt sich mit dem Zellsaft vergleichen und spielt auch dieselbe Rolle für die Ernährung wie dieser für die Ernährung des Protoplasmas.

Ich habe hier über die 2 Körper ungefähr das wichtigste angeführt, was zwei so hervorragende Forscher wie Hertwig und Heidenhain darüber berichten.

Ich habe mit allen Färbungen und bei allen Gewebsarten immer damit zu kämpfen gehabt, was ich als Linin und was ich als den Kernsaft in Anspruch zu nehmen habe.

Färbe ich mit Hämatoxylin gefärbte Kerne z. B. mit Eosin nach, so färben sich entsprechend die übrigen Bestandteile des Kernes. Im Balsam untersucht, ist es außerordentlich schwer etwas sicheres wahrzunehmen. Untersucht man aber solche Präparate in Glycerin, so ändert sich das Bild auffallend: Jedes mit Hämatoxylin gefärbte Granulum ist von einem Hof umgeben, der sich genau so verhält wie im Protoplasma und der ebenfalls aus 3 Teilen zusammengesetzt ist, die ich als Karyosomen bezeichnen will. Die Karyosomen sind lichtbrechend, homogen, stellen weder Hohlräume noch Maschen eines Netzwerkes dar, das sind sicher kontraktile Gebilde, die einen festeren Aggregatzustand aufweisen. Bei einer ganzen Reihe von mikrochemischen Versuchen zeigten sie das gleiche Verhalten wie die Plasmosomen, mit welchen sie sicher identisch sind (Fig. 1, 5, 6, 10, 13).

Wir sehen somit, daß auch im ruhenden Kern genau wie im Protoplasma das Tetrasom die morphologische Einheit bildet, aus welcher er aufgebaut ist.

Die mittleren Granula des Kerntetrasoms unterscheiden sich in physiologischer und chemischer Hinsicht von denjenigen des Plasmatetrasoms. Nachdem aus ihnen, wie wir gleich sehen werden, die Chromosomen des sich teilenden Kernes hervorgehen, möchte ich dieselben ebenfalls als Chromosomen bezeichnen.

Im ruhenden Kern kommt es auch mitunter vor, daß sich die Tetrasomen wie im Protoplasma zu mehr oder weniger distinkten faserartigen Bildungen anordnen. Man findet nämlich, daß eine Anzahl von Chromosomen mit den entsprechenden Karyosomen in irgend einer Richtung näher aneinanderrücken ohne noch in engere Verbindung miteinander zu treten.

Nach sorgfältigem Studium einer großen Anzahl von Kernildern bei verschiedenen Schnittrichtungen habe ich die Ueber-

zeugung gewonnen, daß das Knäuelstadium der beginnenden Kernteilung schon im Ruhestadium angelegt sein dürfte, nur fällt das nicht so auf, weil die Zahl und die Größe der Chromosomen eine ziemlich geringe ist.

Kommt es zur Teilung, so gehen die ersten Veränderungen mit den Chromosomen vor sich. Sie rücken successive näher aneinander, wobei sie sich beständig auf Kosten der Karyosomen vergrößern. Es beginnt auf diese Weise eine deutliche Fadenbildung, woraus die eigentlichen Chromosomen hervorgehen.

Außer den Karyosomen und Chromosomen ist im Kern keine Substanz mehr nachzuweisen. Als ein spezifischer Bestandteil des Kernes sind also nur die Chromosomen anzusehen, denn die Karyosomen, die sich genau so wie die Plasmosomen verhalten, dürften auch sicher mit ihnen identisch sein.

Jetzt fragt sich nnn, welchen Wert haben die komplizierten Kernfärbungen mit den verschiedenen Anilinfarbstoffen und was haben sie zutag gefördert? Auf keinen Fall haben wir damit den histologischen Inhalt des Kernes aufgedeckt.

Wie wir gesehen haben, liegen nach Heidenhain in der gerüstartigen Grundsubstanz (Linin) basophile und oxyphile Chromatingranula. Die basophilen Chromatingranula entsprechen offenbar unseren Chromosomen. Aber wo sind die oxyphilen Chromatingranula? Nach meinen Beobachtungen dürften sie nur den Karyosomen entsprechen, die, wie wir gesehen haben, das Linin und die Grundsubstanz des Kernes darstellen. Aber Heidenhain unterscheidet außerdem noch eine gerüstartige Grundsubstanz. Wo ist die zu finden?

In noch größere Verlegenheit kommen wir, wenn wir die Histochemie des Kernes von Unna näher ins Auge fassen. Er findet im Kern außer der Membran und den Kernkörperchen noch sechs tinktoriell bestimmbare Substanzen.

1. Basophiles Chromatin.
2. Oxyphiles Chromatin.
3. Basophiles Nukleolin.
4. Oxyphiles Nukleolin.
5. Oxyphile Kerngrundsubstanz.
6. Basophile Kerngrundsubstanz.

Wo sind diese Substanzen? An welche Bestandteile des Kernes sind sie gebunden?

Wir haben im Kern nur Chromosomen und Karyosomen gefunden, von welchen die ersteren im Teilungsstadium, die letzteren im ruhenden Kern die Hauptmasse des Kernes bilden.

Treten wir etwas näher den 6 Unnaschen Färbungsmethoden, mit welchen die erwähnten Substanzen aufgedeckt worden sind, so finden wir sie so wenig chemisch begründet und so von willkürlichen Zufälligkeiten strotzend, daß da von einer histochemischen Erforschung des Kernes keine Rede sein kann. Im Gegenteil, die unklaren Verhältnisse, die über den Bau des Kernes bis jetzt vorliegen, wurden dadurch noch mehr verschleiert.

Die Kernkörperchen. Unsere Kenntnisse über die Kernkörperchen sind bis jetzt noch äußerst mangelhaft, ihre Genese, ihre Bedeutung sind vollständig unklar. Mit Recht meint O. Hertwig[1]) ,,es liegt hier ein Gebiet vor, auf welchem durch planmäßige ausgedehnte, vergleichende Untersuchungen erst eine bessere Grundlage für weitergehende allgemeine Schlüsse gewonnen werden muß''.

Ich will hier einige Beobachtungen mitteilen, die meiner Ansicht nach geeignet sind, über die Genese dieser Gebilde manchen Aufschluß zu geben.

In den Kernen der Zellen der Eizahn- und Schnabelanlage beim Hühnchen, etwa vom 7.—11. Bebrütungstag, findet man eine geringe Anzahl von Kernkörperchen von wechselnder Größe. Ziehen wir ein etwas kleineres in Betracht, so findet man in der Mitte desselben ein kleines Granulum[2]), ungefähr von der Größe eines Chromosoms und um dasselbe herum eine stark lichtbrechende strukturlose Masse, welche sich durch eine außerordentliche Dichte und Festigkeit auszeichnet. Dieselbe ist aber nicht immer einheitlich, sehr oft besteht sie aus 3 aufeinander stoßenden Teilen, so daß das ganze Kernkörperchen die Form eines Kerntetrasoms aufweist (Fig. 4).

Bei allen untersuchten Schweinsembryonen fand ich dieselben Verhältnisse wie beim Hühnchen. Auch hier findet man sehr oft

[1]) O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 4. Aufl., 1912, S. 47.

[2]) M. Heidenhain fand in den Nukleolen der Hypodermiszellen von Sphinx Euphorbiae ein zentrales dunkles Korn von unbekannter Bedeutung. (Plasma und Zelle, S. 184).

in der Mitte des Kernkörperchens ein zentrales Korn, welches von einem dreiteiligen Hof umgeben erscheint (Fig. 9).

Beim Menschen zeigen die Kernkörperchen eine große Mannigfaltigkeit sowohl in bezug auf die Form als auch auf ihre Zahl. Trotzdem kann man immer solche finden, die in der Mitte ein Granulum aufweisen, welches von einem dreiteiligen Hof umgeben ist (Fig. 16).

Wenn man eine große Anzahl von Präparaten von allen untersuchten Objekten durchmustert, so gewinnt man immer mehr die Ueberzeugung, daß die Kernkörperchen nichts anderes als veränderte Kerntetrasomen darstellen.

Man findet sehr oft, daß einem Kernkörperchen von beschriebener Form ein viel kleineres stark lichtbrechendes sich anschließt. Ich konnte in vielen Fällen nachweisen, daß das letztere ein chemisch verändertes Karyosom des Kerntetrasoms darstellt. Ich glaube, daß an einem größeren Material und zwar hauptsächlich vor und nach Ablauf der Mitose es gelingen dürfte, in dieser Frage noch mehr Aufschluß zu gewinnen.

Bemerken will ich noch, daß eine Vermehrung der Kernkörperchen durch Teilung vollständig ausgeschlossen ist. Das Zimmermannsche omnis nucleolus e nucleolo ist vollständig unhaltbar.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat hergestellt.

In Fig. 1, 6 und 13 Vergrößer.: Zeiss apochr. homog. Immersion. 3. 0 mm, Ap. 1. 3. Comp. Ocul. 12, in allen übrigen Figuren dieselbe Immersion und Ocular 18.

In allen Abbildungen bedeutet: KT. Kerntetrasom; KU. Kerngrenze; ZG. Zellgrenze aus Plasmosomen zusammengesetzt; MG. Mittlere Granula der Plasmatetrasomen; MF. Mit Methylviolett sich färbende Fasern; UF. Die umgebenden ungefärbten Fasern; KH. Granula der Kernkörperchen; BK. Brückenknötchen.

Fig. 1. Zellen der Eizahnanlage des Hühnchens vom 11. Bebrütungstag.

Fig. 2. Einzelne Plasmatetrasomen. Hühnchen. Verschiedene Entwicklungsstadien.

Fig. 3. Einzelne Stadien der Faserbildung. Hühnchen.

Fig. 4. Kernkörperchen. Hühnchen.

Fig. 5. Einzelne Kerne. Hühnchen.
a. Kerngrenze aus deutlichen Plasmatetrasomen bestehend.
b) Kerngrenze mit veränderten Tetrasomen.

Fig. 6. Zellen einer Klauenanlage eines Schweinsembryos von 11 cm Rumpflänge.

Fig. 7. Plasmatetrasomen der Klauenanlage von verschiedenen Stadien.

Fig. 8. Einzelne Stadien der Faserbildung. Schweinsklaue. Verschiedene Entwicklungsstadien.

Fig. 9. Kernkörperchen. Klauenanlage.

Fig. 10. Zellkern. Schweinsklaue, 11 cm Rumpflänge.

Fig. 11. Intercellularbrücken. Klauenanlage 16 cm Rumpflänge. Die gefärbten und ungefärbten Brücken.

Fig. 12. Intercellularbrücke aus Tetrasomen bestehend mit dem sog. „Knötchen.“ Klauenanlage von 16 cm Rumpflänge.

Fig. 13. Zellen der menschlichen Epidermis vom Typus A.

Fig. 14. Einzelne Stadien der Faserbildung. Menschliche Epidermis.

Fig. 15. Plasmatetrasomen. Mensch.

Fig. 16. Kernkörperchen. Mensch.

Fig. 17. Intercellularbrücken aus Tetrasomen bestehend. Menschliche Epidermis.

Fig. 18. Intercellularbrücken. Mensch. Spitze Condylome.

Ueber Drüsen und Lymphknoten in der Ohrfalte der Truthenne und des Auerhahns.

Von
L. Plate, Jena.

Mit Tafel VIII.

Einer meiner früheren Schüler, Herr Dr. Freiherr v. Grunelius, hatte die Liebenswürdigkeit, mir einen prächtigen Auerhahn zur Verfügung zu stellen, so daß ich Gelegenheit hatte, die Ohrfalte desselben zu untersuchen. Nach v. Graff[1]) soll diese Falte eine Schwellfalte sein, welche am Ende des „Schleifens" so prall mit Blut angefüllt wird, daß sie den Gehörgang verstopft und dadurch die eigentümliche Taubheit erzielt, welche der Jäger benutzt, um den Vogel zu erlegen. Spätere Untersucher [Schwalbe[2]), Ehrlich[3])] haben die Falte histologisch untersucht, aber kein Schwellgewebe entdecken können, was auch ich bestätigen kann, und da bis jetzt auch Injektionsversuche nicht von Erfolg gekrönt waren, so kommen sie beide zu dem Ergebnis, daß die Balztaubheit eine andere Ursache haben muß. Nach Ehrlich sind auch die übrigen mechanischen Erklärungsversuche (Druck eines Fortsatzes des Unterkiefers oder von pneumatischen Räumen auf den Gehörgang) unhaltbar, und er akzeptiert deshalb den schon früher von anderen Forschern gezogenen Schluß, daß die Taubheit auf psychischen Hemmungen beruht, indem das Tier vor sexueller Erregung selbst starke Geräusche nicht wahrnimmt. Man sollte erwarten, daß eine solche Aufregung auf alle Sinne abstumpfend wirken würde. Wie aber eine Anzahl zuverlässiger Jäger festgestellt hat, sieht das Tier während des Schleifens sehr gut, und nur die Hör-

[1]) L. v. Graff, Zur Naturgeschichte des Auerhahns (Tetrao urogallus). Z. f. wiss. Zool. 41, 1884, S. 107—115.

[2]) G. Schwalbe, Ueber den Gehörgangwulst der Vögel. Arch. f. Anat. u. Physiol. (anat. Abtlg.) 1890, S. 42—63.

[3]) H. Ehrlich, Zur Frage der Balztaubheit bei Tetrao urogallus. Anat. Anz. 31, 1907, S. 195—207.

fähigkeit ist sehr stark herabgesetzt. Es muß also doch wohl irgendeine lokale mechanische Ursache vorhanden sein. Vielleicht hat also Ewald recht, wenn er nach seinen an Tauben angestellten Untersuchungen eine Zerrung des Trommelfells und gesteigerten Druck des Labyrinthwassers als Ursache der Schwerhörigkeit annimmt. Da der mir übersandte Auerhahn schon 2—3 Tage tot war, ehe ich ihn konservieren konnte, und also die Möglichkeit postmortaler Gewebeveränderungen vorlag, habe ich zum Vergleich die frisch konservierte Ohrfalte einer Truthenne untersucht und beginne mit deren Schilderung. Schwalbe fand einen Gehörgangwulst außer bei Hühnervögeln (Haushahn, Puter in beiden Geschlechtern, Fasan) noch bei Garrulus glandarius, Pica caudata, Athene noctua, Rhea americana, vermißte ihn aber beim Bussard.

Bei der Truthenne sieht man den Wulst zunächst nicht, wenn man in den trichterförmigen äußeren Teil des Gehörgangs hineinblickt. Dieser hat ungefähr eine Tiefe von 4 mm und schließt mit einer ovalen Oeffnung ab. Mit einer Pinzette kann man die Haut der Hinterwand unterhalb der Oeffnung emporziehen und erblickt dann einen ungefähr 7 mm langen und 2 mm breiten und ebenso hohen Wulst, dessen Oberfläche glatt ist, aber einige aufliegende Schüppchen aufweist. Die Farbe war weiß. Ich zerlegte die eine Falte in Längs-, die andere in Querschnitte. Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch die Drüsen, welche sich auf einen Streifen von 40—50 μ Dicke verteilen. Ich zähle 11 große Drüsen, von denen 2 sich in der Tiefe gespalten haben, so daß sie gleichsam doppelte Drüsen sind. Sie messen im Maximum 800 μ in der Länge und 3—400 μ in der Querachse, sind also recht ansehnliche, schon mit bloßem Auge erkennbare Gebilde. Die Gestalt ist unregelmäßig sackförmig, ohne sekundäre kleine Ausstülpungen. Der ganze oder bei anderen Drüsen fast der ganze Hohlraum der Drüsen ist erfüllt von einem aus abgestoßenen Zellen bestehenden Sekret. Sie gehören also, wie schon die früheren Untersucher festgestellt haben, zu den zelluliparen (Kölliker) [1]) oder nekrobiotisch sezernierenden und temporär kanalisierten (v. Eggeling) [2]) Drüsen, deren bekannteste Vertreter die

[1]) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 6. Auflage, 1889, S. 45.

[2]) v. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den Hautdrüsen, II. Die Entwicklung der Mammardrüsen der Monotremen, III. Milchdrüsen und Hautdrüsen der Marsupialier. Semons Reisewerk, Bd. 4, S. 202.

Talgdrüsen der Säuger sind. Die Drüsen liegen eingebettet in das straffe Bindegewebe der Falte, welches nach innen von der Drüsenregion etwas lockerer wird und hier zahlreiche größere Blutgefäße aufweist, die sich in ein dichtes, den Drüsen eng anliegendes Kapillarnetz auflösen. Dieses ist so fein, daß es bei der 56 fachen Vergrößerung der Fig. 1 nicht zu sehen ist und daher nicht eingetragen wurde. Die Untersuchung zeigt auf den ersten Blick, daß von einem Schwellgewebe nicht die Rede sein kann. Zwischen den Drüsen kommen kleinere (lym) und größere (Lym) Lymphknoten vor, auf die ich unten näher eingehe.

Das eigentliche Drüsenepithel nimmt bei Färbung mit Hämatoxylin und Eosin einen bläulichen Ton an und hebt sich dadurch gut ab von den ungefärbt bleibenden abgestoßenen Sekretzellen und dem rotgefärbten Bindegewebe. Es ist 1- oder 2 schichtig im größten Teil der Drüsen und wird nur in der Tiefe höher, indem hier 3 oder 4 Zellagen übereinanderliegen. Sehr auffallend ist, daß das zwischen den Drüsen befindliche Hautepithel sehr erhöht ist, wodurch der Eingang in den Drüsensack stark verschmälert wird. Es kommt nicht selten vor, daß er so eng wird, daß die abgeworfenen oder abgehobenen Schichten des Stratum corneum den Eingang vollständig verstopfen (Fig. 1, unterste Drüse).

Fig. 2 zeigt das Drüsenepithel aus der Tiefe des Drüsensackes bei 515 facher Vergrößerung. Die blaugefärbte Epithelzone (ep) weist die Kerne in 3 oder 4 Lagen auf, ohne daß Z.llgrenzen zu erkennen wären. Die Kerne sind rundlich mit einem Durchmesser von durchschnittlich 4 μ. In der untersten Zone der Matrixzellen (mat) ist das Protoplasma homogen oder äußerst feinkörnig. Zwischen den weiter nach außen liegenden Kernen finden sich in demselben zahlreiche kleine Körnchen von kugeliger oder strichförmiger Gestalt und ca. $\frac{1}{2}$ μ Größe, welche sich mit Hämatoxylin nicht ganz so rein blau färben wie die chromatischen Elemente des Kerns, aber doch sehr ähnlich, so daß ich zunächst glaubte, daß es sich um ausgestoßenes Chromatin handle. Zu dieser Auffassung kann man um so leichter kommen, als sie häufig sich der Kernoberfläche dicht anschmiegen oder sich zu Fäden aneinanderschließen oder kleine Haufen bilden. Zuweilen werden sie größer und treten als tiefgefärbte, unregelmäßige Klumpen (b) auf. Gegen eine Chromatinemission spricht aber vor allem der Umstand, daß alle Kerne des Epithels ungefähr gleichviel Chromatin enthalten, welches sich in Form

einiger Krümelchen locker durch den Binnenraum des Kernes verteilt, oder seiner Wand anschmiegt. Häufig findet sich im Innern auch ein großer Nucleolus. Die Kerne der Matrixzellen teilen sich sehr wahrscheinlich amitotisch und wandern dann zum Teil nach außen, denn ich habe nie Mitosen gesehen. Unzweideutige Bilder von sich durchschnürenden Kernen sind auch sehr selten, die Amitose muß also sehr rasch vor sich gehen, aber etwas eingeschnürte Kerne kommen öfters vor. Der Prozeß der Zellabstoßung beginnt also schon direkt über den Matrixzellen, und dabei müssen sich chemische Umsetzungen im Protoplasma abspielen, die zur Bildung dieser Körner führen. Sie bestehen nicht aus Fett, denn sie schwärzen sich nicht in Osmium. Woraus sie bestehen, muß ich offen lassen. Sie zerfallen allmählich und werden daher immer kleiner, je weiter sie in der Talgmasse vom Epithel entfernt liegen. Einzelne Kerne (a) zerbröckeln schon im Epithel, aber im allgemeinen verändern sie sich innerhalb dieser Zone nicht. Sobald die Zellen das Epithel verlassen und in das Lumen des Sackes übertreten, machen sich plötzlich weitere Veränderungen geltend. Die Zellen fangen an zu quellen, und ihr Protoplasma nimmt eine schaumige, von größeren und kleineren Vakuolen durchsetzte Beschaffenheit an. Dabei treten Zellgrenzen auf, ein Beweis, daß solche auch wohl im Epithel vorhanden waren, aber sich der Beobachtung entzogen. Die erwähnten stark gefärbten Körnchen liegen mit Vorliebe längs dieser Zellgrenzen. Die abgestoßenen Zellen färben sich jetzt nicht mehr, so daß die Talgmasse weiß aussieht. Die Quellung erstreckt sich kaum auf die Kerne, so daß diese gar nicht oder nur unbedeutend sich vergrößern. Auf einem weiteren Stadium nehmen die Kerne eine ganz unregelmäßige Gestalt an, werden länglich oder eingebuchtet und beginnen zu schrumpfen. Zuweilen beobachtet man auch, daß sie in Bruchstücke zerfallen. Bei dem untersuchten Exemplar fand ich nicht, wie bei dem Auerhahn, daß sich die ganze Talgmasse schließlich in eine homogene Substanz verwandelte, welche sich im Gehörgang ausbreitete. Doch dürfte dieses rein individuell sein und auf späteren Stadien auch bei Meleagris eintreten. Nach außen vom Drüsenepithel findet sich eine dünne Hüllschicht von zarten Bindegewebsfasern mit vielen eingestreuten kleinen Kernen (Fig. 2, tun), und an diese Tunika grenzt dann das aus derberen Fasern (bi) gebildete, straffe Bindegewebe der Falte. In der Hüllschicht liegen nun sehr viele Blutkapillaren (cap) mit

vielen Erythrocyten und einzelnen Leukocyten. Sie sind verhältnismäßig breit (5—10 μ), so daß zuweilen mehrere Blutzellen nebeneinander in der Querachse des Gefäßes liegen. In ihrer dünnen Wandung erkennt man schmale, längliche Kerne. Die Kapillaren schmiegen sich häufig so dicht an das Epithel an, daß sie dieses einbuchten. Die ovalen Kerne der Erythrocyten sind sehr dunkel, weil sie aus einer fast kompakten Chromatinsubstanz bestehen; diejenigen der Leukocyten sind rund, viel heller, mit zerstreuten Chromatinkörnern.

In Fig. 3 ist eine Strecke des Epithels aus der Seitenwand des Sackes dargestellt, wo sich nur eine Lage von 2—4 μ hohen Zellen befindet. Es kommt sogar vor an einzelnen Stellen von geringer Ausdehnung, daß alle Epithelzellen sich in Talg verwandeln, so daß einige abgestoßene Zellen, wie die Abbildung erkennen läßt, direkt an die Tunica anstoßen. Da das Netzwerk der Kapillaren so außerordentlich reich entwickelt ist, vermutet Ehrlich, daß sie einen mechanischen Druck auf die Drüsen ausüben und das Sekret herauspressen. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, denn in diesem Falle würde man wohl öfters auf völlig leere Drüsen stoßen. Diese sind aber immer ganz oder fast ganz gefüllt, ein Beweis, daß das Sekret in dem Maße gebildet wird, wie es ausfließt. Die reiche Blutversorgung erklärt sich vollständig aus dem enormen Zellverbrauch. Um so auffallender freilich ist es, dass Kernteilungen nicht sicher nachgewiesen werden konnten. Vielleicht finden sie nur zu bestimmten Zeiten (nachts?) statt.

In Fig. 4 gebe ich eine Abbildung jenes erhöhten Epithels, welches sich zwischen den Drüsensäcken ausbreitet und bis 75 μ hoch wird. Zu unterst breiten sich die Kerne der Matrixzellen in 1 oder 2 Lagen aus und wandern nun allmählich nach außen, wobei eine fibrilläre oder stellenweise netzartige Struktur in der blauen Protoplasmaschicht auftritt, als Zeichen der beginnenden Verhornung. Im Stratum corneum liegen die Lamellen viel dichter zusammen, verschmelzen vielfach untereinander, und zwischen ihnen liegen einzelne geschrumpfte Kerne (bei corn). Geht man weiter gegen den Eingang der Drüsen zu, so wird die Zahl dieser Kerne im Stratum corneum größer, und am Eingang selbst (corn'') liegen sie als stark geschrumpfte Gebilde dicht nebeneinander. In dieser Region finden sich auch zwischen den dicht nebeneinanderliegenden Kernen im Protoplasma die oben erwähnten Körnchen, ein Zeichen,

daß hier schon die chemische Umsetzung begonnen hat, welche für die eigentlichen Drüsen charakteristisch ist. Diese Körnchen fehlen aber in dem übrigen erhöhten Epithel. Immerhin kann man sagen, daß die starke Abstoßung von Zellen innerhalb der Drüsen ein Prozeß ist, der auch außerhalb der Drüsen in ähnlicher Weise im Epithel des Ohrwulstes zu beobachten ist. Der zwischen den Drüsen eingestülpte Teil der Epidermis übt dieselbe Tätigkeit in verstärktem Maße aus wie die umgebende Haut.

Fig. 5 zeigt einen Schnitt oberhalb der Drüsen. Die Epidermis bildet viele Rinnen und Vertiefungen. Sie hat überall einen nekrobiotischen Charakter, indem Kerne nach außen wandern und zahlreiche Hornlamellen gebildet werden. In der tiefen Rinne R, welche sich durch eine große Anzahl von Schnitten erstreckt, sind diese Lamellen stellenweise glasig verquollen und enthalten einzelne ausgestoßene Kerne. Es fehlen aber noch die oben erwähnten Körner. Es existieren also auf dem Ohrwulst alle Uebergänge zwischen der normalen Epidermis und den Drüsen. Das ist nichts prinzipiell Neues, denn Kölliker hat schon früher auf die große Uebereinstimmung zwischen dem Talg der Talgdrüsen und den Hornzellen der Oberhaut aufmerksam gemacht, und es ist bekannt, daß das Smegma praeputii et clitoridis von der Epidermis durch fortwährende Ausstoßung von Zellen geliefert wird. Ich vermag freilich nicht anzugeben, ob im Gehörkanal der Truthenne auch außerhalb des Ohrwulstes solche Uebergänge vorkommen.

Die Untersuchung der Ohrfalte des Auerhahns ergab nur unwesentliche Unterschiede im Vergleich mit der Truthenne. Ich stimme mit Schwalbe und Ehrlich darin überein, daß kein Schwellgewebe vorliegt, sondern gewöhnliches straffes Bindegewebe, welches nach außen zu lockerer wird und hier auch von Fettzellen stellenweise durchsetzt ist. Die Unterschiede im Vergleich mit Meleagris sind folgende. Die Oberfläche des Ohrwulstes sieht gelblich oder rötlich aus, wo der Drüsentalg sich in größerer Menge ausgebreitet hat. Die Epidermis zwischen den Drüsenöffnungen ist einschichtig oder stellenweise auch 2—4 schichtig und zeigt hier und da stark geschrumpfte Kerne im Stratum corneum. Sie erreicht aber nirgends die Höhe und eigentümliche Struktur, welche in Fig. 4 dargestellt wurde. Daher fehlt auch die Einengung der Drüsenöffnung. Das äußere Epithel geht vielmehr ganz allmählich in dasjenige der Drüsen über. Die Körner in den ersten Reihen der abgestoßenen

Zellen sind größer und färben sich intensiver als bei der Truthenne. Das Smegma besteht nur zuerst aus vakuolisierten Zellen, später verwandelt es sich in eine homogene oder feinkörnige Masse Die Drüsen sind in ihrer Gestalt viel mannigfaltiger als bei Meleagris und bilden vielfach kleinere oder größere Ausbuchtungen oder Schläuche.

Die Lymphknoten.

Wie aus Fig. 1 ersichtlich ist, finden sich zwischen den Drüsen von Meleagris sehr häufig Ansammlungen von Leukocyten. Sie treten entweder in geringer Zahl neben den Kapillaren auf und begleiten diese (lym′), oder sie bilden kleine Knoten von meist länglicher Form (lym) oder noch größere rundliche Knoten (Lym) von 200—300 μ Durchmesser. Meist liegt nur ein Knoten zwischen zwei Drüsen, zuweilen aber auch zwei von gleicher Größe, oder ein großer und ein kleiner. In Fig. 6 habe ich die bei Oel-Immersion sichtbaren Details eingetragen. Wie schon von Fürther[1]), bei dem weitere Literaturnachweise angegeben sind, hervorgehoben wurde, sind die Knoten ohne besondere Kapsel in das Bindegewebe eingelagert; daher fehlen auch die von den Säuger-Lymphknoten bekannten bindegewebigen Trabekel. Die von mir beobachteten Knoten entsprechen im Bau den „Keimzentren“, welche Fürther im Inneren der ganz großen Knoten findet, von denen bei Enten ein Paar am Brusteingang und ein Paar in der Lendenregion liegt. Ein solches Gebilde der Ente besteht aus einer von Lymphsinussen durchzogenen, fibrillären Grundsubstanz, deren Maschen mit Leukocyten vollgestopft sind. Die Ansammlung dieser Zellen ist am Rande ziemlich locker und bildet so die Lymphstränge. Nach dem Inneren wird sie viel dichter und führt zur Bildung der sog. Lymphfollikel. In diesen liegen die „Keimzentren“ als rundliche Haufen, welche von einem kapillaren Netzwerk umsponnen werden. „Man trifft fast keinen Schnitt, auf dem nicht an der Peripherie des Keimzentrums ein Gefäß längs oder quer getroffen ist, oder wenigstens einige Blutkörperchen als Andeutung einer feinen Kapillare liegen. Es dürften somit die Keimzentven als abgegrenzte Komplexe von Lymphkernen aufzufassen sein, die durch reichliche Blutgefäßver-

[1]) H. Fürther, Beiträge zur Kenntnis der Vogellymphknoten Jen. Z. 50, S. 359—410.

sorgung die Fähigkeit besonders rascher Vermehrung erhalten. Das Keimzentrum ist stets gefäßfrei, auch die Gerüstfasern in seinem Inneren sind ungeheuer zart und spärlich, und es ist oft schwer zu entscheiden, ob solche nicht von der Kontur eines tiefer liegenden Kernes vorgetäuscht werden. Die Kernteilung im Inneren der Keimzentren ist in reger Tätigkeit, ein helles Zentrum ist jedoch nicht zu bemerken" (S. 396). Diese Schilderung paßt in allem wesentlichen auf die Knoten in der Ohrfalte der Truthenne. Ein solcher liegt ohne eigene Kapsel in dem Bindegewebe (Fig. 5, bi) und wird hier umsponnen von zahlreichen Kapillaren (cap), welche sich vielfach in den Knoten hinein fortsetzen. In dem abgebildeten Knoten waren die Bindegewebsfibrillen (f) in direkter Umgebung des Knotens etwas zarter als die weiter nach außen liegenden (F), aber sehr häufig grenzen die dicken Fibrillen unmittelbar an den Knoten. Dagegen ist die bindegewebige Grundsubstanz immer ein außerordentlich zartes Netzwerk und nur bei stärkster Vergrößerung und guter Färbung deutlich zu erkennen. Die eingestreuten großen ovalen oder länglichen Kerne (bi) sind sehr hell und chromatinarm. Man findet sie nicht selten im Stadium der Durchschnürung (bi′) oder Zerbröckelung (bi″). Es scheint mir daher, daß die Kerne samt der Grundsubstanz in demselben Maße zugrunde gehen als sich immer mehr Leukocyten in den Maschen ansammeln. Die Leukocytenkerne sind an ihrer runden Form und dunklen Färbung meist leicht von den Bindegewebskernen zu unterscheiden. Doch kommen auch Kerne vor, bei denen man im Zweifel ist, zu welcher Sorte sie zu rechnen sind. In jedem Leukocytenkern liegen meist einige starkgefärbte Chromatinkörner, aber auch der ganze Kernsaft erscheint mit Hämatoxylin dunkel gefärbt. Der schmale Protoplasmahof tritt bei Einbettung in Glycerin deutlich hervor. Man sieht auch zuweilen stark eingeschnürte Kerne (l″), welche auf amitotische Teilung hinweisen. Unter den Lymphzellen fallen einige durch ihre besondere Größe auf (l′) und stellen vielleicht eine besondere Sorte dar. In den angrenzenden Blutgefäßen und Kapillaren kommen ebensolche Leukocyten vor, und zwar manchmal zu mehreren dicht beieinander, während sie in den gewöhnlichen Gefäßen, z. B. in den Kapillaren, welche die Drüsen umspinnen, nur vereinzelt zwischen den sehr viel zahlreicheren Erythrocyten zu sehen sind. Sie sammeln sich also wohl infolge irgendeines chemischen Reizes hier an und treten dann nach außen in das Bindegewebe. Als erstes

Stadium der Bildung eines großen Lymphknotens deute ich solche Stellen im Bindegewebe, wo die Kapillaren sich stark vermehrt haben und ein lokalisiertes, weitmaschiges Netzwerk bilden. In den Maschen häuten sich nun immer mehr Leukocyten an, und dabei findet dann eine Rückbildung der Kapillare statt, so daß in den ganz dichten Lymphknoten die Kapillare im Inneren ganz oder fast ganz fehlen und nur an der Peripherie sich erhalten. Nachdem in dem Knoten zahlreiche neue Leukocyten durch Teilung entstanden sind, treten sie vermutlich wieder in die Blutgefäße über, denn ich fand in der Ohrfalte keine ausgesprochenen Lymphbahnen, also keine von Endothel ausgekleideten und mit Lymphzellen gefüllten Gewebsepalten. Die kleinen Lymphknoten (Fig. 1, lym, lym') scheinen ohne vorheriges Kapillarnetz einfach dadurch zu entstehen, daß eine Anzahl Leukocyten aus einem Kapillar heraustreten und sich um dasselbe oder neben demselben anhäufen und durch Teilung vermehren. Wegen ihrer ganz unregelmäßigen Lage und Anordnung halte ich die Lymphknoten für vergängliche Gebilde, die eine zeitlang vorhanden sind und dann wieder durch Abwanderung der Leukocyten verschwinden. Da sie immer zwischen den Drüsen liegen, muß auch wohl irgendeinè Beziehung zwischen den beiden Gebilden vorhanden sein, über die ich freilich keine Vermutungen aufstellen kann. Die Knoten sind gegen die Drüsen scharf abgesetzt, selbst wenn sie dicht nebeneinander liegen, setzen sich also nicht bis zu diesen fort, so daß man nicht annehmen kann, daß Leukocyten in das Drüsenepithel einwandern und mit nach außen gestoßen werden.

Die Lymphknoten in der Ohrfalte des Auerhahns zeigen dasselbs Bild wie bei der Truthenne. Ich fand auf der einen Seite 11, auf der anderen 9 Knoten. Sie sind von sehr wechselnder Größe, 160—400 μ im Durchmesser. Einzelne sind so groß wie die größte Drüse und schon mit ganz schwacher Vergrößerung deutlich erkennbar. Die Gestalt variiert sehr. Sie sind rundlich, oval oder länglich, bekommen zuweilen auch eine unregelmäßige Gestalt, indem sie sich längs der eintretenden Blutgefäße zipfelartig ausziehen. Der Gegensatz zwischen den dunklen, mit Chromatinkörnern ausgefüllten Leukocytenkernen und den viel größeren und helleren Bindegewebskernen ist sehr deutlich. Mißt man rundliche Kerne, so haben erstere einen Durchmesser von 3,8 μ, letztere von 5,7 bis 9,5 μ.

Tafelerklärung.

Alle Figuren beziehen sich auf die Ohrfalte einer Truthenne, welche frisch in Alkohol-Sublimat-Eisessig konserviert wurde.

Fig. 1. Längsschnitt durch mehrere Drüsen. 56/1.

Fig. 2. Mehrschichtiges Epithel aus der Tiefe einer Drüse. 515/1.

Fig. 3. Einschichtiges Drüsenepithel mit einer Lücke zwischen den Matrixzellen. 515/1.

Fig. 4. Erhöhtes Epithel am Eingang einer Drüse. 220/1.

Fig. 5. Schnitt durch die Epidermis der Ohrfalte außerhalb der Drüsenregion. 220/1.

Fig. 6. Randregion eines großen Lymphknotens. 515/1.

(Aus dem Anatomisch-Biologischen Institut der Universität Berlin.)

Ueber die Entwicklung und den Wechsel der Haare beim Meerschweinchen (*Cavia cobaya* Schreb).

Von
Dr. phil. **Alfred Segall**, Berlin.

Hierzu Tafeln IX—XIV.

Einleitung.

Bei Beginn seiner Untersuchungen stellte sich der Verfasser dieser Arbeit, einer Anregung des Herrn Geheimrat O. Hertwig folgend, die Aufgabe, die Haut verschiedener Tiere chemisch bzw. physikalisch zu beeinflussen, um im Anschluß an die etwa zu beobachtenden Veränderungen die Abweichung des Haarersatzes von der Norm zu erforschen. Zunächst wurden eine Anzahl von Mäusen, Ratten und Meerschweinchen äußerlich mit Baryum sulfuratum behandelt; es ergab sich jedoch, daß die Regeneration der Haare nach Anwendung dieses Mittels keinerlei Abweichungen von dem normalen Haarwiederersatz zeigte, da nichts weiter festzustellen war, als daß bei kurzer Einwirkung nach einigen Tagen die Haare, ähnlich abrasierten Haaren, wieder wuchsen. Auch eine abgestufte längere Einwirkung zeitigte, außer einer mehr oder minder starken Schorf- und Narbenbildung auf der Haut, gleichfalls keine Veränderungen mit Bezug auf den Haarersatz. Von irgend welchem Einfluß des Baryum sulfuratum auf den Haarwechsel konnte demnach keine Rede sein, sondern es war lediglich festzustellen, daß durch das Baryum sulfuratum eine Auflösung der Hornsubstanz des Haares in eine gallertige Masse bewirkt wurde.

Als ebensowenig ergebnisreich erwiesen sich Bestrahlungen mit dem mir im Anatomisch-biologischen Institut zur Verfügung gestellten Mesothorium, mit welchem umfangreiche Versuche an-

gestellt wurden. Mikrotomschnitte durch die Haut kürzere Zeit (bis 20 Minuten) bestrahlter Tiere ließen keine Besonderheiten mit Bezug auf den Haarwechsel erkennen; bei länger bestrahlten Tieren war die Zerstörung der Haut eine derartige, daß eine Untersuchung derselben nicht mehr möglich war. Aehnliche Wirkungen hatte die Röntgenbestrahlung zur Folge [1]).

Ein weiterer Versuch bestand in der Verfütterung von Thallium aceticum. Die klinische Wirkung dieses Mittels ist bereits durch Herrn Prof. A. Buschke, der mir in liebenswürdiger Weise sein Material zur Verfügung stellte, in mehreren Arbeiten [2]) beschrieben und dabei festgestellt worden, daß ein partieller, ja sogar ein völliger Haarschwund nach Verabreichung innerlicher Gaben eintritt. Die histologische Nachprüfung meinerseits ergab eine völlige Zerstörung der Haarfollikel, deren Struktur nur noch bruchstückweise zu erkennen war.

Ergaben demnach alle diese Versuche zwar nicht die erwarteten Resultate, so waren immerhin die, speziell am Meerschweinchen gefundenen mikroskopischen Bilder interessant genug, um der Haarentwicklung bei diesem Tiere weiter nachzugehen, und das um so mehr, als diese bisher noch nicht beschrieben ist. So entstand die vorliegende Arbeit.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle dem Direktor des Anatomisch-biologischen Instituts der Königl. Universität zu Berlin, Herrn Geh. Medizinalrat Prof. Dr. O. Hertwig, für die vielfache Anregung und Unterstützung bei meinen Untersuchungen besonders zu danken. Desgleichen bin ich auch Herrn Prof. Dr. R. Krause und Herrn Dr. E. Hammer für manche wertvollen Ratschläge zu Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

Sämtliches Material gelangte durchaus lebenswarm zur Fixierung, indem die Föten unmittelbar nach Abtöten des Muttertieres dem Uterus des letzteren entnommen wurden. Die anfangs angewandte

[1]) Es wurden eine Anzahl von Mäusen mit freundlicher Unterstützung des Herrn Prof. Max Levy-Dorn, Berlin, untersucht.

[2]) Berlin. klin. Wochenschrift 1900 Nr. 53. Verhandl. d. Deutschen Dermatol. Gesell. Breslau 1901. Berliner klin. Wochenschrift 1903 Nr. 39. Archiv f. Dermatol. und Syphilis Bd. 58, Heft 1, 2, 1911.

Fixierung der Föten in toto ergab trotz vieler Einschnitte in die Körperhaut ein ungenügendes Eindringen der Fixierungsflüssigkeit. Dagegen erwies es sich als zweckmäßig, den Kopf abzutrennen und nach einer durch einen Medianschnitt erfolgten Spaltung beide Hälften desselben in toto zu fixieren; die Haut des Rumpfes wurde alsdann auf der ganzen Bauchseite durch einen Medianschnitt getrennt, der Körper vorsichtig aus der Haut herausgeschält und die letztere nach Aufspannen auf Kork oder Wachsplatten entweder in toto oder bei älteren Embryonen in Stücken fixiert. Von extrauterinen Tieren wurden Hautstücke aus verschiedenen Körperregionen abpräpariert und fixiert. Zur Untersuchung gelangten 17 Würfe in verschiedenen fötalen Stadien, ferner 57 extrauterine Tiere in Lebensaltern von 2 Tagen bis zu 9 Monaten, und 11 der zu den 17 Würfen gehörenden Muttertiere, deren Lebensalter nicht zu bestimmen war. Die zu untersuchenden Hautstücke der unmittelbar vor dem Wurf stehenden Föten, ebenso die betreffenden Hautpartien der postfötalen Tiere setzten durch ihr Haarkleid dem Eindringen der Fixierungsflüssigkeit erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Bei den stärker behaarten Föten wurden deshalb vor dem Abpräparieren die Haare mit der krummen Scheere so gut als möglich abgeschnitten, und die betreffenden Hauptpartien durch kurzes Abreiben mit Alkohol und Aether[1]) alsdann entfettet; bei extrauterinen Tieren wurden die Haare durch Bestreichen mit Baryum sulfuratum auf chemischem Wege entfernt.

Von Fixierungsflüssigkeiten gelangten zur Verwendung Carnoys Gemisch, Müller'sche Flüssigkeit (teilweise unter Zusatz von Formol im Verhältnis von 1 : 9); konzentrierte wässerige Pikrinsäure unter Zusatz von 4 Teilen Essigsäure auf 100 Teile (nach R. Hertwig). Bouin'sches Gemisch (konzentrierte wässerige Pikrinsäure, Formol, Eisessig im Verhältnis 15 : 4 : 1), absoluter Alkohol, konzentriertes Sublimat, Zenker'sche Flüssigkeit und von Osmiumgemischen Flemming'sche und Podwyssozki'sche Lösung. Von diesen Flüssigkeiten eignet sich Carnoys Gemisch nur für jüngere Föten mit noch nicht zu dicker Haut; die Fixierung mit absolutem Alkohol erwies sich als gänzlich ungeeignet, da die ohnehin schon sehr dicke Haut des Meerschweinchens nach zu langem Verweilen in Alkohol abs.

[1]) Nach der von B. Rawitz in seinem Lehrbuch der mikroskopischen Technik (Leipzig 1907) S. 402 angegebenen Methode.

außerordentlich spröde wird. Die Fixierung mit Osmiumgemischen bietet sehr große Schwierigkeiten, indem die Objekte, je nach der Dicke des betreffenden Hautstücks, leicht entweder nicht genügend fixiert werden, oder indem Ueberfixierung eintritt, die durch Bleichen schwer zu beseitigen ist. Die besten Resultate wurden erzielt durch 24 stündige Fixierung in reinem Sublimat oder in den Pikringemischen. Im ersteren Fall folgte der Fixierung ein 24stündiges Auswaschen in fließendem Wasser; alsdann wurden die Objekte in allmählich verstärkten Alkohol gebracht und in 90% Alkohol aufbewahrt, nachdem dem 70% Alkohol bis zur Entfernung der Sublimatniederschläge Jodtinktur zugesetzt worden war. Aus den Pikringemischen wurden die Objekte sofort für 24 Stunden in 70% Alkohol gebracht. Der trotz des Aufenthalts in Alkohol noch verbliebene Pikrinüberschuss wurde zunächst nicht beseitigt, da der Pikringehalt eine größere Weichheit des ohnehin spröden Materials beim Schneiden gewährleistet, das überschüssige Pikrin wurde vielmehr erst auf den Schnitten entfernt, indem dem 70% Alkohol mitunter einige Tropfen Lithium carb. zugesetzt wurden.

Nach Härtung der zur Verwendung gelangenden Hautstücke wurde als Zwischensubstanz eingedicktes Cedernöl (Immersionsöl) oder aus der Scheringschen Apotheke bezogener Tetrachlorkohlenstoff verwendet. Im letzteren Fall wurde dem Alkohol allmählich soviel Tetrachlorkohlenstoff beigegeben, bis die Objekte schließlich in reinem Tetrachlorkohlenstoff waren; alsdann wurde fein geschabtes Paraffin zugesetzt, welches in großen Mengen von Tetrachlorkohlenstoff mit Leichtigkeit gelöst wird. Nach 24 stündigem Verweilen in dieser Mischung gelangten die Untersuchungsstücke auf einige Stunden in weiches Paraffin vom Schmelzpunkt 42°, um nach mehrstündigem Aufenthalt in hartes, bei 55—57° schmelzendes Paraffin eingebettet zu werden. Nicht minder gut und jedenfalls erheblich einfacher als diese mir von Herrn Prof. Dr. R. Krause angegebene vorzügliche und außerordentlich schonende Methode ist die von Lee[1]) mit Recht so empfohlene Benutzung von eingedicktem Cedernöl. Die Untersuchungsstücke werden in diesem Falle sofort aus dem absoluten Alkohol in Cedernöl gebracht und können hier beliebig lange bis zur Einbettung liegen bleiben.

Die Schnittdicke betrug je nach der Schneidbarkeit des Objekts

[1]) A. B. Lee, Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885, S. 563.

5—30 μ. Eine Orientierung des Untersuchungsstückes zur Erhaltung von Längsschnitten ist selbst unter Zuhilfenahme der Lupe fast unmöglich und bei Keimen, die makroskopisch nicht sichtbar sind, geradezu ausgeschlossen; aber selbst wenn Längsschnitte erzielt werden, so fällt ein vollständiges Bild durchaus nicht immer in einen Schnitt, denn die Haare sind häufig derart gebogen, daß Wulst oder Drüse nicht mitgetroffen sind, oder daß die Papille abgeknickt ist und infolgedessen erst auf einem der Nebenschnitte erscheint. Die Betrachtung von Figur 24, die ungefähr die Form einer Tabakspfeife hat, dürfte es verdeutlichen, wie sehr man für das Erhalten vollständiger Bilder auf den Zufall angewiesen ist, und es war denn auch die Verarbeitung eines ungemein umfangreichen Materials notwendig, um die beschriebenen und abgebildeten Stadien zu erlangen.

Zur Färbung der meist mit Eiweißglycerin aufgeklebten Schnitte wurden vorzugsweise verwendet: Böhmer-Hansen-Ehrlich-Delafield-Hämatoxyline in Verbindung mit Eosin- bzw. van Gieson Nachbehandlung. Auch die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung lieferte vielfach, speziell bei frühen fötalen Stadien, ausgezeichnete Resultate.

Ontogenie der Haare.

Historischer Ueberblick.

In folgendem soll eine geschichtliche Darstellung der wichtigeren Arbeiten gegeben werden, welche von neueren Autoren über die Ontogenie des Haares veröffentlicht worden sind; die ältere Literatur haben bereits frühere Autoren hinreichend übersichtlich zusammengestellt. Ein Teil der hier angeführten Arbeiten behandelt allerdings die Ontogenie der menschlichen Haare; indessen zeigt die Entwicklung der Haare bei Menschen und Tieren, in groben Umrissen wenigstens, dasselbe Bild und gerade durch die Vergleichung der verschiedenen Untersuchungsobjekte werden die zwischen den einzelnen Tierspecies bestehenden Unterschiede um so augenfälliger. Berücksichtigt wurden nur solche Arbeiten, welche für den Vergleich mit meinen eigenen Untersuchungen in Betracht kommen.

Feiertag (10) untersuchte Embryonen vom Schaf, Rind, Schwein, Kaninchen und Katze. Er unterscheidet 4 Stadien in der Entwicklung der Haare:

1. Als erste Haaranlagen findet er an der Schnauze und der Gegend des oberen Augenlides vereinzelte mit bloßem Auge sichtbare Höckerchen, während die übrige Haut durchweg glatt ist. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß diese Höcker durch Erhebung der Cutis gebildet sind. An der darüber hinwegziehenden Epidermis sind bereits das Stratum corneum und das Stratum Malpighii zu erkennen; alsdann verdickt sich die Epidermis durch Vermehrung der Zellen des Stratum Malpighii und aus diesen Verdickungen entstehen in die Cutis hineinragende Fortsätze, an welchen eine äußere peripherische Schicht von Cylinderzellen und eine centrale aus runden Zellen erkennbar ist. Diese Fortsätze finden sich aber auch an Stellen, an denen keine Spur der Andeutung eines Cutishöckers sichtbar ist. Feiertag stellt fest, daß bei den zuerst auftretenden Haarkeimen jüngerer Embryonen (Mundgegend, Augengegend, Kopf) die Fortsatzbildung der Epidermis auf einem Höcker der Cutis stattfindet; bei älteren Embryonen und später auftretenden Haarkeimen geschieht dies ohne Höckerbildung. Durch diese Beobachtung wird die Behauptung von Reißner (40) und Götte (16), daß die Erhebung der Cutis den ersten Anstoß zur Bildung des Höckerchens gebe, von selbst widerlegt.

2. Die Epidermis hat an Mächtigkeit zugenommen. Das Stratum corneum besteht aus 5—6 Schichten, das Stratum Malpighii aus 2—3. Die Fortsätze sind größer geworden und gehen in schiefer Richtung in die Cutis hinein. Am Haarbalg sind jetzt bereits von innen nach außen 3 Schichten erkennbar; am unteren Ende des Zapfens zeigt sich eine Ansammlung rundlicher Bindegewebszellen, welche den Fundus des Haarkeims von unten hervorwölben. Pigment erscheint zuerst im peripherischen Teil des Haarkeims, später im Axenteil, es erhebt sich schließlich bis in die oberen Schichten und kann sogar eine Erhebung der Zellen des Stratum corneum zustande bringen. Die pigmentierten Zellen in der Axe werden zum Haarschaft, die peripherische pigmentierte Schicht wird zur äußeren Haarwurzelscheide und die dazwischenliegende pigmentlose Schicht zur inneren Haarscheide.

3. Die einzelnen Teile des Haares bilden sich vollständig aus. Es erscheint zunächst ein scharf konturierter Saum, der sich gegen die äußere Haarscheide abgrenzt und den zentralen Teil kugelförmig erscheinen läßt. Durch Verhornung der äußersten Zellen an der kegelförmigen Oberfläche bildet sich die äußerste Schicht der inneren

Haarscheide, dann verhornen die Zellen in der Axe der Haaranlage in der Richtung von oben nach unten und bilden den Haarschaft. Das Oberhäutchen ist bereits erkennbar. Das von der inneren Haarscheide vollständig umgebene Haar liegt noch innerhalb des Stratum corneum. Die Haarpapille hat kegelförmige Gestalt.

4. Das Haar durchbricht die Oberhaut entweder in gerader Richtung oder es schiebt sich erst zwischen das Stratum corneum und das Stratum Malpighii hinein, um dann durchzubrechen. Die Haarspitze ist häufig unmittelbar über der Haut teilweise umgeknickt. Der ganze Haarschaft besteht nur aus Rindensubstanz; Marksubstanz ist noch nicht vorhanden. Die jetzt zwiebelförmige Papille erscheint an der Basis ein wenig verengt, indem sie sich von dem Haarbalg abschnürt.

Marks (30) untersuchte Föten vom Pferd, Rind, Schaf und Schwein und widmet jedem dieser Untersuchungsobjekte einen besonderen Abschnitt, und zwar behandelt er besonders eingehend die Haarentwicklung beim Schaf. Beim Schaf zeigen sich die ersten Haaranlagen an den Lippen und in der Augengegend als einzelne weiße Pünktchen, die bei etwas älteren Föten dann auch am ganzen Körper auftreten. Bei mikroskopischer Untersuchung stellen sich die Haaranlagen als solide zylindrische Zapfen dar, deren zentraler Teil eine direkte Fortsetzung des Stratum germinativum bildet, während die peripheren Zellen als Fortsetzung des Stratum zylindricum anzusehen sind. Sämtliche Haarkeime sind von einer Fortsetzung der Basalmembran des Stratum cylindricum umgeben. Das untere Ende der Keime ist zunächst kolbig verdickt und konvex abgerundet, in einem etwas späteren Stadium aber flaschenförmig ausgebuchtet. Alsdann bildet sich der Haarkegel und das Haar ist als solches bald differenziert, sodaß man Haar- und Haarbalg bezw. Wurzelscheiden deutlich unterscheiden kann. Die Spitze des Kegels verhornt, die helle innere Wurzelscheide zeigt deutlich erkennbar die Huxley'sche und die bis zur Talgdrüsenmündung sich hinziehende Henle'sche Schicht. Inzwischen hat sich auch eine ausgeprägte Papille entwickelt. Die Papillenanlage stülpt sich alsdann in den Haarkeim ein und buchtet denselben am unterenEnde, wie oben bereits erwähnt, flaschenförmig aus, so daß dieEnden des Haarkeims die Papille zangenartig umgeben. Das obere Ende der Papille spitzt sich schließlich mehr und mehr zu und dringt in der Längsaxe der Haaranlage in die Höhe. Die stark entwickelten Talgdrüsen stehen beim Schaf

nach Marks in inniger Beziehung zum Haardurchbruch. Sie legen sich zunächst an als kleine seitliche Buckel in mittlerer Höhe des Haarkeims, die im Laufe der Entwicklung zu langen schmalen Schläuchen werden. Im Zentrum der Drüsen tritt alsbald eine zunehmende Verfettung ein, die sich aber nicht nur auf die Drüsen selbst beschränkt, sondern sich zugleich nach oben hin in den Haarkeim fortsetzt. Durch den baldigen Zerfall der so verfetteten Haarkeimzellen erscheint eine ziemlich weite Röhre. Die Verfettung im Haarkeim setzt sich auf die Epidermis fort und durchsetzt diese vollständig, so daß schließlich ein Durchbruch der Röhre an die Oberfläche erfolgt. Das während dieser Vorgänge in die Höhe gewachsene Haar tritt in die beschriebene Röhre und schiebt sich also niemals durch die Zellmassen des Keims, sondern von der Talgdrüsenmündung an in einen hohlen Raum hinein. Die innere Wurzelscheide läßt sich stets nur bis zur Talgdrüsenmündung hin verfolgen.

Beim Rind sind zahlreiche helle mit der Lupe erkennbare Pünktchen als erste Haaranlagen anzusprechen, die am deutlichsten an Lippen und Augenlidern sichtbar sind. Die Haarkeime unterscheiden sich von denen des Schafs durch ihre sehr viel schlankere Gestalt. Beim weiteren Wachstum des Keims bildet sich alsdann die konkave Ausbuchtung, welche zur Aufnahme der Papille dient; die letztere erlangt beim Rindsfötus niemals eine so lange schlanke Form mit ausgezogener Spitze wie beim Schaf, sondern bleibt niedriger, ist erdbeerförmig und mit schwacher Spitze versehen. Der bindegewebige Haarbalg legt sich zugleich mit dem Haarkeim an. Als Vorläufer der Haarbildung im Haarkeim tritt über der Papillenanlage eine Anhäufung körnigen Pigments auf, während in den oberen Partien des Keimes nur vereinzelte Pigmentkörner sich vorfinden. Nach erfolgtem Durchbruch ist in stärkeren Stirnhaaren ein deutlich ausgeprägtes Mark wie beim erwachsenen Rind vorhanden. Die Talgdrüsen sind sehr viel kleiner als beim Schaf und treten verhältnismäßig spät als schwache Verdickungen etwas über der Mitte des Haarkeims auf. Beim fortschreitenden Längenwachstum der Haarkeime vergrößert sich die Talgdrüsenanlage zu kurzen, schmalen, warzenförmigen Auswüchsen, die meist um das ganze Haar herumliegen. Auch beim Rind ist festzustellen, daß die Verfettung sich in der Axe des Haarkeims nach oben fortsetzt, daß

dadurch unter Zerfall der Zellen eine axiale Röhre entsteht, in welcher das Haar aufwärts wächst.

Vom Pferd standen dem Verfasser nur 2 ältere Föten zur Verfügung, die bereits eine vorgeschrittene Entwicklung der Haaranlage zeigten. Das untere Ende der Keime ist bereits flaschenförmig ausgebuchtet, an Lippen und Augenlidern sind die Haare zum großen Teil schon durchgebrochen. Eine große Anzahl der Stirn- und Schwanzhaare zeigt einen deutlichen Markstrang; die mit großen Kernen versehenen Markzellen setzen sich kontinuierlich in die auf der Papille sitzenden Matrixzellen fort. Die Haarbalg- und Papillenbildung weist keine Besonderheiten auf. Die Papillenform richtet sich nach der Größe des zugehörigen Haares; kugelig und halbkugelig bei den kleineren Haaren, wird sie eiförmig mit ausgezogener Spitze bei den größeren, um sich breit erdbeerförmig bei den größten zu gestalten. Die Ansatzstelle der gut entwickelten Talgdrüsen ist etwas tiefer als bei Schaf und Rind.

Das Schwein, von welchem der Verfasser gleichfalls nur zwei ziemlich gleichaltrige Föten untersuchen konnte, zeigt Haarkeime, die im Verhältnis zu ihrer Länge sehr breit sind und daher plump aussehen. Die peripheren Zylinderzellen sind im unteren Drittel des Haarkeims sehr groß und glashell, der Kern dieser Zellen hat sich nach dem Inneren des Keims zu gelagert. Die Haarkeime stehen fast immer in Gruppen zu Dreien, die Gruppen in sehr weiten Abständen von einander. Die Huxleysche Schicht besteht aus 2—3 Lagen, die Henlesche aus einer einzigen Lage von Zellen. Die Papille hat dasselbe Aussehen wie die des Schafes; sie ist schlank und spitz ausgezogen, nur ist die Spitze hier nicht so lang wie dort. Die Talgdrüsen sind sehr viel schwächer entwickelt als bei den anderen drei beschriebenen Untersuchungstieren; aber hier wie dort spielen die Talgdrüsen die vorbereitende Rolle für den Haardurchbruch, indem die zentralen Zellen des Haarkeims verfettet werden und durch Zerfall der verfetteten Zellen eine Röhre gebildet wird, in welche das Haar sich hineinschiebt.

Die hervorragende Arbeit von Spencer u. Sweet (45) wird von späteren Autoren nicht genug gewürdigt; dies mag teilweise daran liegen, daß die fremde Sprache das Verständnis der ohnehin schwierigen Materie erschwert. Spencer u. Sweet beschäftigen sich mit der Entwicklung der Haare bei Monotremen und Marsupialien. Wie bei allen Säugern, so entwickelt sich auch hier die Haaranlage

durch Herabwachsen eines solid-massigen Zapfens von der Epidermis aus. Spencer u. Sweet unterscheiden 8 Stadien:

1. Der Anfang der Entwicklung des Haarfollikels geht in gleicher Weise wie bei anderen Säugetieren vor sich. Die Behauptung Poultons, daß die ersten Anlagen der Haaranlage auf der Hautoberfläche gebildet werden und nachher einsinken, wird widerlegt, ebenso wie die weitere Behauptung, daß das Hinabwachsen von der Hautoberfläche in einem nach außen offenen Rohr und nicht in solidmassigen Zapfen vor sich geht. Der zentrale Teil des Follikels wird vielmehr ausgefüllt durch Zellen, die von dem mittleren Teil der Epidermis abstammen, und das Stratum corneum zieht sich über die ganze Oberfläche des Zapfens.

2. Der Follikel verlängert sich und es zeigt sich an der Basis desselben die erste Andeutung der späteren Papille in Gestalt einer Anhäufung bindegewebiger Zellen. Die Kerne der Malpighiischen Schicht zeigen eine verlängerte Form und eine regelmäßigere Anordnung. Das Stratum corneum bedeckt auch hier noch die Oberfläche des Follikels.

3. Es beginnt die Bulbusbildung, indem das untere Ende des Follikelendes sich abplattet. Die auf dieser Abplattung befindlichen Kerne zeigen eine starke Verlängerung. Unterhalb dieser Platte, durch einen Zwischenraum, den Spencer u. Sweet als ein Artefakt ansprechen, von ihr getrennt, sieht man deutlicher eine starke Anhäufung bindegewebiger Zellen, also den Anfang der Papillenbildung. Dadurch, daß diese Papille durch starke Zellvermehrung immer fester wird und dem hinabwachsenden Zapfen Widerstand leistet, wird gewissermaßen der Bulbus auf der Papille geformt. Die Kerne im zentralen Teil des Follikels ordnen sich in der Weise an, daß ihre Längsaxen parallel zur Länge des Follikels stehen. Nahe der Epidermis zeigt sich die beginnende Bildung einer Talgdrüse in Gestalt einer kleinen Anschwellung.

4. Bulbus und Papille werden deutlicher. Die vom Stratum Malpighii abstammenden Kerne ordnen sich mit ihrer Axe rechtwinklig gegen die Follikelwand an, die über der Papille liegenden Kerne stehen mit ihrer Längsaxe rechtwinklig zu letzteren. Die zentral gelegenen Follikelkerne sind mit ihrer Längsaxe parallel zur Länge des Follikels gestellt. Die Elemente des Haares selbst zeigen ihre erste Andeutung durch entsprechende Gruppierung der Kerne.

5. Die Bildung des Haares ist jetzt unverkennbar. Am Matrixlager entwickelt sich Pigment; Kernreihen, welche an der Spitze des wachsenden Haares zusammenlaufen, ziehen sich vom Bulbus aus nach aufwärts. Die Drüse ist deutlicher. Im Stratum lucidum bereitet sich die Bildung eines Lumens vor, indem sich die Kerne gegen die zentrale Linie des Follikels neigen, während sich das Stratum corneum noch fortlaufend darüber hinzieht.

6. Die wichtigste Erscheinung dieses Stadiums ist die starke Entwicklung der inneren Wurzelscheide. Der innere Teil des Follikels bildet ein Netzwerk von hornartiger Beschaffenheit. Dieses Netzwerk wird aus dem mittleren Teil des Follikels selbst gebildet und ist der Ursprung der inneren Wurzelscheide. Nach unten gegen den Bulbus zu verschwindet die hornartige Beschaffenheit allmählich und so sieht man, daß das Netzwerk mit den undifferenzierten kernhaltigen Schichten der Bulbusränder zusammenhängt. Nach oben verfolgt, hängt das Netzwerk mit der Schicht zusammen, welche unmittelbar unter dem Stratum corneum liegt. Eingeschlossen von dem Netzwerk liegt das wachsende Haar. Der mittlere Teil des Netzes, der das Haar eng umschließt, färbt sich besonders stark, so daß scheinbar dieser mittlere Teil verschieden von den übrigen ist; eine genaue Beobachtung zeigt indessen, daß es sich nur um einen Teil des gesamten Netzwerkes handelt. Medulla und Rinde sind deutlich markiert, ebenso jetzt auch die bereits kernlose Haarcuticula. Eine Scheidung der inneren Wurzelscheide in die Henlesche und Huxleysche Schicht ist auf diesem Stadium der Entwicklung noch nicht erkennbar. Die äußere Wurzelscheide besteht nur aus einer einzigen Schicht mit stark gefärbten Kernen und hebt sich scharf von der inneren Wurzelscheide dadurch ab, daß sie nicht hornartig ist. Das Netzwerk der inneren Wurzelscheide tritt besonders deutlich bei Färbungen mit Indigo und Pikrinsäure hervor. Das Haar bahnt sich seinen Weg durch das sich nach oben lockernde Netzwerk und erreicht den jetzt erkennbaren röhrenartigen Raum in der Epidermis.

7. Das Haar ist beinahe bis zur Spitze mit Pigment versehen. Die innere Wurzelscheide ist in ihrem vom Haar durchbrochenen unteren Teil durch den von dem Haar ausgeübten Druck kompakter geworden. Das nach der Oberfläche führende Lumen ist nunmehr frei offen, unterhalb des Lumens ist ein mit körniger Masse angefüllter Hohlraum, der auf den Zerfall von Zellen zurückzuführen ist.

8. Das Haar hat die Oberfläche durchbrochen, es ist vollständig pigmentiert und verhornt. Die Papille ist sehr groß und schiebt sich, ganz länglich geworden, so hoch zwischen die Bulbusausläufer, daß sie nunmehr in die Medulla des Haares überzugehen scheint. Henlesche und Huxleysche Schicht sind jetzt deutlich unterscheidbar, sie gehen nach oben ineinander über. Die ganze Innenfläche der inneren Wurzelscheide zeigt scharf markierte Auszackungen, welche die Scheidencuticula darstellen und welche in die Auszackungen hineingreifen, die sich auf der Außenfläche der Cuticula befinden. In dem größ ren oberen Teil ihrer Länge zeigt diese Cuticula der inneren Wurzelscheide keine Zellstruktur, nach unten geht sie indessen in eine Zellschicht über, die einen spitzen Winkel mit der Rinde bildet. In der äußeren Wurzelscheide hat eine starke Vermehrung der Kerne stattgefunden.

Stöhr (50 b) behandelt in einer äußerst umfassenden gründlichen Arbeit die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Stöhr teilt die Entwicklungsgeschichte des Haares in vier Stadien und zwar in die Stadien des Haarkeimes, des Haarzapfens, des Bulbuszapfens und des Scheidenhaares. Zunächst verändern die beiden untersten der 3 Epidermisschichten die Struktur und die Anordnung ihrer Zellen, der Haarkeim senkt sich ein wenig in die Tiefe und verursacht eine flache Delle im Corium; die Elemente des letzteren sind hierbei durchaus unverändert, die erste Anlage des Haarkeims ist also eine rein epitheliale. Erst etwas später, wenn die epitheliale Einsenkung tiefer geworden ist, vermehren sich die Dermazellen unter dem epithelialen Haarkeim und bilden eine zarte Hülle um den allmählich zum Haarzapfen werdenden Keim. Dieses zweite Stadium läßt den Keim zu einem Zapfen verlängert erscheinen. Die zwischen dem Stratum cylindricum und der Intermediärschicht liegenden Zellen zeigen Spuren einer Verhornung in Gestalt feiner schwarzer Linien, der ersten Andeutung des künftigen Haarkanals. Die ovalen schräg aufwärts gestellten Kerne des Stratum cylindricum zeigen die Stelle der künftigen Haarbalgdrüsenanlage, weiter unten zeigt sich die erste Anlage eines Wulstes. Der bindegewebige Haarbalg ist deutlich erkennbar. An dem leicht eingedellten Grunde des Zapfens zeigt eine zusammengedrängte Gruppe runder Kerne die erste Anlage der Haarpapille. In dem nun folgenden Stadium, dem Stadium des Bulbuszapfens, bildet der ständig wachsende Keim einen hohlen Bulbus, indem er zu beiden Seiten der Papille

herabwächst. In diesem Bulbus bildet sich durch entsprechende Anordnung der Zellen der Haarkegel, aus dem das Haar mit seinen Scheiden entsteht. Die allmählich in die Höhe rückende Kegelspitze drängt die in der Zapfenaxe gelegenen Zellen beiseite. Der über der Talgdrüsenanlage liegende Zellenstrang, der Haarkanal, zeigt unverkennbare Anzeichen nicht nur der Verhornung, sondern auch des Zerfalls. Mit der Wulstausbuchtung entwickelt sich auch die Haarbalgdrüse und neben diesen beiden regelmäßigen Ausbuchtungen tritt zuweilen eine dritte Ausstülpung auf, die in ihrer Bildung einer Knäueldrüse ähnelt. Das zellenreiche Bindegewebe, welches die untere Hälfte des Haarzapfens einhüllt, liefert die Glashaut, die am stärksten in Höhe des Wulstes entwickelt ist. Im letzten Stadium, dem Stadium des Scheidenhaares, ist das nunmehr deutlich vorhandene Haar in seiner ganzen Länge von der inneren Wurzelscheide eingehüllt, die zunächst, im Gegensatz zu den Verhältnissen am fertigen Wollhaar, über die Mündung der Talgdrüse hinausreicht. Die Scheide ist in ihrer oberen Hälfte völlig verhornt und nur undeutliche Spuren von Kernen sind noch sichtbar. Die Huxleysche und die Henlesche Schicht sind deutlich unterscheidbar, ebenso medial von der ersteren die ersten Elemente der Scheidencuticula. Neben den Elementen der Scheidencuticula sind auch jene der Haarcuticula aufgetreten. Die der Glashaut aufsitzenden Zylinderzellen der äußeren Wurzel cheide erfahren eine sichtlicheVeränderung. Diese Zellen werden hell und durchsichtig und ihre Kerne rücken von der Mitte mehr nach innen gegen die Axe des Haares zu, ein Vorgang, der nach Stöhr mit dem Haarwechsel bzw. mit dem Absterben des ersten Haares in Zusammenhang steht. Zur gleichen Zeit entwickelt sich auch die innere Glashaut, welche im Gegensatz zu der bindegewebigen äußeren Glashaut epithelialer Herkunft ist. Der Haarkanal, der bisher nur durch einen Strang besonders angeordneter Zellen markiert war, beginnt sich nun auszuhöhlen. Zuerst erscheint ein Hohlraum über der von der inneren Wurzelscheide umkleideten Haarspitze, dieser nimmt dann an Länge zu und schließt außer dem bis an sein blindes Ende reichenden Haar und der sich aufblätternden inneren Wurzelscheide Ballen abgestoßener verhornter Haarkanalzellen in sich. Reißt nun infolge des von dem wachsenden Haar ausgeübten Drucks die gegen die freie Oberfläche gekehrte Wand des Haarkanals, so ist der Durchbruch des Haares vollzogen.

Oyama (37), ein Schüler Stöhrs, beschreibt die Entwicklungsgeschichte des Deckhaares der weißen Maus. Die ersten Vorgänge der Haarentwicklung bestehen in einer lokalen Vergrößerung und Vermehrung der Zellen des Stratum cylindricum. Am Grunde des jungen Haarkeims erscheint bald die erste Anlage der Haarpapille. Der zum Haarzapfen werdende Keim läßt alsdann die ersten Haarkanalzellen in der Epidermis erkennen, die durch ihre Verlängerung und schräge Aufwärtsstellung sich von den Nachbarzellen deutlich abheben. Beim weiteren Wachstum des Zapfens erreichen die Haarkanalzellen die Epidermisoberfläche und hängen nun mit dem Stratum corneum direkt zusammen; letzteres sowohl, wie das darunter befindliche Stratum granulosum senkt sich förmlich umbiegend in die Tiefe. In diese Zeit fällt auch die Bildung des Haarkegels, der nur aus Elementen der inneren Wurzelscheide zu bestehen scheint. Ein deutlicher Wulst läßt sich erst erkennen, wenn die Spitze der inneren Wurzelscheide bis in die Höhe der Talgdrüsen heraufgewachsen ist. Im letzten Stadium, dem Stadium des Scheidenhaares, erscheinen Haar und innere Wurzelscheide nunmehr deutlich differenziert. Eine Aufhellung der Zylinderzellen der äußeren Wurzelscheide, wie Stöhr sie beim Menschen beschreibt, findet nicht statt. Nach dem Durchbruch ragt das Haar frei aus der epidermoidalen Scheide hervor, deren obere Fortsetzung innen von dem trichterförmig sich einsenkenden Stratum corneum und granulosum ausgekleidet ist. Die Talgdrüsen sind an beiden Seiten des Haarbalgs als kleine Ausbuchtungen erkennbar, desgleichen ist der Wulst nunmehr gut entwickelt. Die Elemente der Haarcuticula bilden sich bei älteren Haaren in Höhe der Verhornungsschicht zu kernlosen Schüppchen um, die dem Maushaar eine gezahnte Oberfläche verleihen. Die Markzellen gehen aus dem axialen Teil des epithelialen Haares hervor. Ein Haarwechsel oder eine Vorbereitung zu einem solchen ist weder in fötaler Zeit noch in den ersten Wochen nach der Geburt zu beobachten.

Backmund (2), gleichfalls ein Schüler von Stöhr, beschreibt die Entwicklung der Haare und der Schweißdrüsen der Katze. Die erste Haaranlage zeigt hier bereits eine geringe Hervorbuchtung gegen das Corium, eine Erhebung der Epidermis ist nicht vorhanden. Zwischen dem Stratum cylindricum und dem Stratum intermedium zeigt sich bei der Katze eine Schicht kleiner mit quer gestellten Kernen versehener Zellen, deren Mutterboden, wie aus Mitosen

ersichtlich ist, das Stratum cylindricum bildet. Backmund nennt diese Schicht subintermediäre Schicht. Der Haarkeim senkt sich alsdann in asymmetrischer Weise in das darunter liegende embryonale Bindegewebe ein. Am Grunde der epithelialen Einsenkung zeigt sich die Papillenanlage in Gestalt einer dichten Anhäufung kleiner runder Bindegewebskerne. In einem etwas späteren Stadium ist aus dem Haarkeim durch Vergrößerung ein Zapfen geworden. Die Zellen der subintermediären Schicht haben längliche Gestalt angenommen und sich mit ihrer Längsaxe in der Richtung des Haarzapfens angeordnet, sie sind zu Haarkanalzellen geworden, sind aber von der Oberfläche noch um 1—2 Zellenbreiten geschieden. Von der dichter gewordenen Papillenanlage ziehen sich, aufwärts an Stärke abnehmend, Bindegewebszellen mit langgestreckten Kernen, die dem epithelialen Zapfen an beiden Seiten dicht anliegen und den bindegewebigen Haarbalg darstellen. — Im nächsten Stadium haben die Haarkanalzellen die Oberfläche erreicht, brechen aber noch nicht durch, sondern enden in einem hakenförmig umgebogenen Haufen von Zellen, welche Spuren der Verhornung erkennen lassen. Das untere Ende des Zapfens ist nicht mehr kuglig, sondern durch die wachsende Papille nach oben eingestülpt. Im oberen Drittel des Zapfens beginnt beiderseitig die Entwicklung von Talgdrüsen in Gestalt mäßiger Hervorwölbungen. Ein Wulst fehlt der Katze angeblich vollkommen. Ueber der Papille sind die ersten Spuren eines Haarkegels sichtbar. — Das nächste Stadium, das Stadium des Scheidenhaares, zeigt bereits alle Schichten, die am ausgewachsenen Haar und seinen Scheiden vorhanden sind. Die gegen das Vorstadium um fast das Doppelte vergrößerte Haaranlage zeigt oberhalb der längsovalen Papille eine Einknickung des Bulbus, so daß das untere Ende des Haares die Form eines römischen S hat. Der Bulbus umfaßt die Papille von allen Seiten, so daß nur ein ganz schmaler Papillenhals sichtbar ist. Die Papille wird von einer Lage braun pigmentierter zylindrischer Zellen umgrenzt; die Pigmentkörnchen setzen sich im Haarkegel bis zu den völlig verhornten Teilen fort. In Höhe der Papillenspitze beginnt die Differenzierung der inneren Schichten und der Verhornungsprozeß. Henle'sche und Huxley'sche Schicht, ebenso wie Scheidencuticula und Haarcuticula sind deutlich erkennbar. Die äußere Wurzelscheide besteht aus fast glashellen protoplasmaarmen Zylinderzellen. — Der Durchbruch des Haares geht in der Weise

vor sich, daß die Verhornung der Haarkanalzellen von oben nach unten weiter schreitet. Durch Zerfall der Haarkanalzellen wird schließlich über der von der inneren Wurzelscheide umkleideten Haarspitze ein Hohlraum gebildet, der sich allmählich bis an das Stratum corneum verlängert und das emporwachsende Haar enthält. Dieses liegt bis zu seinem Durchbruch, leicht hakenförmig gekrümmt, unter dem Stratum corneum.

Eigene Untersuchungen über die Ontogenie der Haare.

In meinen Untersuchungen über die Haarentwicklung und den Haarwechsel bei Cavia cobaya folge ich für den ersten, die Embryonalentwicklung behandelnden Teil meiner Arbeit bezüglich der Anordnung des Stoffes der von Stöhr gewählten übersichtlichen Einteilung, indem ich 4 Stadien unterscheide.

1. Stadium: Haarkeim.

Die Epidermis von Embryonen, die bei mikroskopischer Betrachtung noch keine Spuren einer beginnenden Haarentwicklung erkennen lassen, zeigt bei senkrecht durch die Haut gelegten Schnitten drei von einander unterscheidbare Zellschichten, das Stratum corneum, das Stratum intermedium und das Stratum cylindricum. Die tiefste Schicht, das Stratum cylindricum, stellt eine Lage niedrig kubischer, mit ovalen Kernen versehener Epithelzellen dar, die von der Cutis durch eine nicht immer deutlich erkennbare Membran abgegrenzt sind. Die Längsaxe der Kerne des Stratum cylindricum steht senkrecht zur Oberfläche; hierdurch hebt sich diese Schicht deutlich von der darüber liegenden Schicht, dem Stratum intermedium ab, das aus ein bis zwei Lagen meist polyedrischer Zellen mit überwiegend querovalen Kernen gebildet wird. Die oberflächlichste Schicht, das Stratum corneum, besteht aus mehr abgeplatteten schüppchenartigen Zellen, bei denen noch vereinzelte Kerne nachweisbar sind. Die ersten Anzeichen der Haarentwicklung machen sich, wie namentlich Maurer dies zuerst ausführlich beschrieben hat, durch eine Vermehrung der Kerne des Stratum cylindricum bemerkbar, die hierbei eine länglich ovale Gestalt annehmen und sich meilerförmig anordnen. Gleichzeitig vermehren sich auch die über dem Stratum cylindricum liegenden Zellen und bilden so eine vierte Schicht. (Fig. 1.)

Stöhr (50b) vermutete aus der Gleichartigkeit des zu diesen Kernen und des zum Stratum cylindricum gehörenden Protoplasmas bereits, daß diese Zellen ihre Entstehung dieser letzteren Schicht verdanken, er mußte aber die Frage offen lassen, weil Mitosen an seinen Präparaten nicht nachzuweisen waren. Diese Vermutung Stöhrs ist richtig, denn wie auch Backmund (2) bereits bestätigt hat, finden sich in der Tat zu dieser Zeit häufig Kernteilungsfiguren im Stratum cylindricum. Durch diese Kernansammlung buchtet der junge Haarkeim sich ein wenig gegen das Corium aus, ohne daß aber zunächst eine Veränderung der bindegewebigen Zellelemente zu bemerken wäre. Die erste Anlage des Haarkeims ist also auch hier eine rein epitheliale, wie das von neueren Autoren im Gegensatz zu früheren Untersuchern allgemein anerkannt ist. Die von verschiedenen Autoren beobachteten, oft schon mit bloßem Auge sichtbaren Höckerchen auf der Epidermisoberfläche fehlen bei Cavia cobaya vollständig. Dagegen sind kleine, helle Pünktchen mit der Lupe zu erkennen, die aber keine Spur von Erhebung zeigen. Es mag sein, daß diese Pünktchen auch ohne Lupe bei Embryonen mit pigmentierter Haut zu erkennen sind; indessen standen mir pigmentierte Föten in diesem Stadium nicht zur Verfügung.

Mit dem weiteren Hineinwachsen des Haarkeims in das Corium erfolgt auch bereits eine bestimmtere Gestaltung und Gruppierung der Kerne (Fig. 2). Die Kerne des Stratum cylindricum, sowie auch die Kerne der von dem Stratum cylindricum aus entstandenen neuen Schicht zeigen eine verlängerte Gestalt und konvergieren scheinbar gegen die Mitte der Ausbuchtung; der mittlere Teil der Einsenkung wird durch mehr rundliche Zellen ausgefüllt, welche dem Stratum intermedium entstammen. Die besonders in der Mitte des Fortsatzes stattfindende lebhafte Zellenvermehrung bewirkt, daß dieser sich nicht nur nach unten verlängert, sondern auch schließlich auf diesem Stadium eine melonenförmige Form annimmt (Fig. 3, 4, 5), die mit weiterem Wachstum wieder verloren geht. Weder die von Oyama (37) beschriebene Haarentwicklung der weißen Maus, noch die von Backmund (2) beschriebene Entwicklung des Katzenhaares zeigt diese Verhältnisse; auch in der von mir zum Vergleich untersuchten Haut e niger Rattenföten verschiedener Größen fand sich niemals eine gedrungene melonenförmige Gestalt der Einsenkung, sondern stets die von den genannten Autoren beschriebene mehr zylindrische Gestalt (Fig. 6).

Bei der zunehmenden Vergrößerung der Einsenkung haben sich inzwischen am Grunde derselben kleine Bindegewebszellen angehäuft, welche im Gegensatz zu den anderen Zellen des Coriums, die sich bereits mehr der späteren spindelförmigen Form nähern, zunächst noch eine rundliche Gestalt haben, später sich aber in ihrem Aussehen mehr und mehr der typischen Gestalt der Bindegewebszellen nähern.

Diese sich vermehrenden Bindegewebszellen, welche die Anlage der zukünftigen Papille darstellen, werden von dem in die Tiefe wachsenden Haarkeim zusammengedrängt. Durch diese Zusammendrängung vermögen sie dem Haarkeim, je weiter dieser hinabwächst, einen um so größeren Widerstand entgegen zu setzen und so verursachen sie am unteren Ende des Keimes zunächst eine Abplattung und im weiteren Verlauf eine schwache Eindellung, die sich aber später ständig vergrößert; schließlich kommt es dann auf einem späteren Stadium, da der Zapfen durch die im Innern des Follikels vor sich gehende lebhafte Zellproduktion immer mehr in die Tiefe gedrängt wird, zu einer vollständigen Umwachsung der widerstandleistenden Bindegewebszellen. Hierbei sei besonders bemerkt, was auch schon von Untersuchern anderer Tiere beobachtet wurde, daß erhebliche zeitliche Schwankungen im ersten Auftreten der Papille festzustellen sind; häufig sind Haarkeime anzutreffen, die bei geringer Größe schon eine Papillenanlage zeigen, während andrerseits doppelt so große Keime noch keine Spur einer solchen Anlage erkennen lassen. Bei senkrecht zur Oberfläche stehenden Haarkeimen erscheint die Papillenanlage wesentlich später als bei Haaranlagen mit ausgesprochener Schiefstellung. Figur 7 zeigt eine solche Schiefstellung mit früher Papillenbildung an einem zum Vergleich untersuchten Schaffötus. Aehnliche Beobachtungen hat bereits Okamura (36) (l. c. pag. 546) an Hunde- und Rattenembryonen gemacht, und meine Untersuchungen bestätigen durchaus die Richtigkeit dieser Ansicht. Um den Zapfen herum gruppieren sich beiderseitig in schon regelmäßigerer Anordnung die Bindegewebszellen, die später den bindegewebigen Haarbalg bilden. Von diesen Bindegewebszellen legt sich eine Schicht beiderseitig unmittelbar an die Follikelwand an; die Kerne dieser Zellen strecken sich derart in die Länge, daß ihre Zellen wie schmale Fasern aussehen und schließlich, fibrillär geworden, mit der Follikelwand zu verschmelzen scheinen. Sie dürften als die erste Anlage der äußeren Glashaut

anzusprechen sein, die sich bei Cavia cobaya demnach bereits erheblich früher differenziert (Fig. 8), als dies an irgend einem anderen Tier beobachtet worden ist. Dieser Vorgang wiederholt sich während der Entstehung des Primärhaares immer wieder, wie die Figuren späterer Stadien deutlich zeigen.

II. Stadium: Haarzapfen.

Mit dem Größerwerden des ganzen Fortsatzes verschwindet die melonenförmige Gestalt der Einsenkung (Fig. 9, 10), und der konvex abgerundete Haarkeim hat sich nach unten etwas flaschenförmig erweitert. Die verschiedenen Epidermisschichten sind jetzt nicht immer scharf unterscheidbar; nur das Stratum corneum, welches übrigens auch hin und wieder in Rückbildung begriffene Kerne erkennen läßt, hebt sich stets deutlich von der tiefer gelegenen zelligen Schicht ab. Bei den zum Vergleich herangezogenen Untersuchungen an der weißen Ratte waren dagegen die Schichten der Epidermis deutlich, und besonders das Stratum granulosum, welches als selbständige Schicht bei Cavia überhaupt nicht nachzuweisen ist, zeigte sich bei den Vergleichstieren stark entwickelt (Fig. 6). Die dicht unter dem Stratum corneum gelegenen Zellen sind queroval und leicht abgeplattet; in den darunter gelegenen Zellen fällt mitunter eine amöboide Gestalt der Kerne auf. An der Seite unterhalb des Halses, die mit der Oberfläche einen stumpfen Winkel bildet, ist eine geringe Ausbuchtung zu bemerken, die mit der weiteren Verlängerung des Zapfens immer deutlicher hervortritt; es ist das die Stelle der zukünftigen Talgdrüsenanlage. In dem oberen Drittel des Zapfens haben die Zellen eine zylindrische Gestalt und einigermaßen parallel zur Axenrichtung des Zapfens gestellte längliche Kerne, während im mittleren Drittel die Zellen mehr kubisch sind und rundliche Kerne zeigen. In diesem und dem dann folgenden Stadium lassen die Kerne überaus häufig mehrere Nucleolen erkennen. Stöhr (50 b) hat in diesem Stadium zwischen den kubischen Zellen des Stratum cylindricum und der Intermediärschicht parallel der Oberfläche sich hinziehende verhornende Zellen gefunden, die er Haarkanalzellen nennt und die nach seiner Meinung den Weg des in einem späteren Stadium heraufwachsenden Haares markieren und demselben später durch ihren Zerfall die Bahn für den Durchbruch ebnen. Ohne untersuchen zu wollen, ob diese, übrigens auch

von Stieda (49e) abgelehnte, etwas gewaltsam erscheinende Deutung Stöhrs, welche außer bei seinen Schülern Oyama (37) und Backmund (2) bei anderen Autoren nicht zu finden ist, zutrifft, kann ich nur feststellen, daß bei Cavia cobaya solche „Haarkanalzellen" nicht vorhanden sind; auch die von Stöhr angewandte Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung ergab nach dieser Richtung keine Resultate, weder in diesem Stadium, noch in einem der späteren Stadien. In späteren Stadien müßte der „Haarkanal" auf Querschnitten sich doch wohl als Lumen andeuten, aber auch dies ist nicht der Fall. Der Durchbruch des sich später bildenden Haares vollzieht sich hier nach einem ganz anderen Modus; ich komme an anderer Stelle nochmals auf diesen Punkt zurück.

Der weiteren Verlängerung des Zapfens stellen sich nun, wie oben bereits beschrieben, die unterhalb des Fortsatzes angehäuften Bindegewebszellen entgegen. Figur 9 zeigt am Fundus des Zapfens die bereits vorgeschrittene Abflachung, welche stets eine ausgesprochene Neigung nach einer Seite aufweist und die sich später eindellt (Fig. 10). Dicht unterhalb des Fundus und durch die Basalmembran von ihm getrennt, sind die Zellen des Coriums nunmehr deutlich zur primitiven Papille angeordnet, deren Zellkerne nur unmittelbar am Fundus des Zapfens noch eine breitere polygonale Form haben; je weiter nach dem Corium zu sie gelagert sind, um so gestreckter und schmaler wird ihre Gestalt und zwar augenscheinlich infolge des Drucks, der von dem umgebenden Bindegewebe ausgeübt wird. Die gleiche Ursache ist offenbar auch die Veranlassung für die Stellung der auf diese Weise zusammengedrückten Kerne, die sich mit ihrer Längsaxe mehr und mehr rechtwinklig zur Axe des Haarbalges anordnen.

III. Stadium: Bulbuszapfen.

Aus dem bisher nur leicht eingedellten Ende des Zapfens hat sich mit dem fortschreitenden Wachstum des letzteren ein die Papille immer mehr umfassender Bulbus gebildet, so daß das untere Ende des Follikels nach und nach durch die wachsende Papille, deren Kerne sich inzwischen auch weiter vermehrt haben, nach oben eingestülpt wird und so schließlich ein Aussehen erhält, welches Stieda (49e) sehr anschaulich mit dem eingestülpten Boden einer Champagnerflasche vergleicht. Stöhr (50b) und Backmund

(2) vertreten die Ansicht, daß die Bildung des hohlen Bulbus pili sehr schnell erfolgen müsse, da ein Stadium mit einem nur teilweisen Umfassen der Papille durch den Bulbus nur äußerst selten zu finden sei. Meine Untersuchungen an Cavia cobaya führen mich gerade zu dem entgegengesetzten Resultat: es kamen mir alle Uebergänge von der leichten Eindellung des Haarzapfens an bis zum gut entwickelten Bulbus auf der schlanken, langen Papille so häufig zu Gesicht, daß ich an ein besonders schnelles Zustandekommen des Bulbus pili nicht zu glauben vermag. Auf den Figuren 9—14 sind die einzelnen Phasen der Bulbusbildung deutlich erkennbar, die Bulbusränder umwachsen die Papille immer mehr, bis die letztere schließlich kapselartig umfaßt erscheint. Die Kerne des Follikels zeigen bereits eine größere Regelmäßigkeit in der Gruppierung. Die Kerne der an der Wand des Zapfens liegenden Zellschicht, welche sich nach oben bis in das Stratum cylindricum fortsetzt, dem sie auch ihre ursprüngliche Entstehung verdankt, ordnen sich mit ihrer Axe radiär zur Oberfläche des Zapfens an (Fig. 11, 12, 13), nur in den Bulbusausläufern stellen sie sich mehr parallel zur Zapfenaxe. Die Gestalt der Kerne, speziell im unteren Teil des Bulbuszapfens, ist zunächst wenig einheitlich (Fig. 14); die Kerne weisen des öfteren zwei oder mehr Nucleolen auf, welche, wie es scheint, nicht rein plastinhaltig sind, sondern vielmehr auch das Chromatin in sich aufgespeichert haben. Manche Kerne erscheinen nahezu hyalin, eine Tatsache, die wohl auf reichliches Vorhandensein von Kernsaft zurückzuführen ist. Das den Bulbus nach unten abgrenzende, direkt über der Papille liegende Zellenlager, welches Garcia (14) (pag. 148 l. c.) als Matrixplatte des zukünftigen Haares bezeichnet hat, behält, wie auch in allen späteren Stadien die meilerförmige Anordnung und steht parallel mit der Längsaxe des Follikels, ebenso wie die in dem zentralen Teil des Zapfens gelegenen, dem Stratum intermedium entstammenden Kerne. Die Zellen der Matrixplatte nehmen alle Kernfarbstoffe besonders begierig auf und halten sie ebenso intensiv fest. Die Zellen der Papille verlieren mit der zunehmenden kapselartigen Umfassung durch den Bulbusrand immer mehr ihren Charakter als Bindegewebszellen. Sie vermehren sich aber trotzdem mitotisch weiter (Fig. 26), und ihre Kerne nehmen schließlich eine zum Bulbusrand rechtwinklige Stellung ein. Die die Innenseite der Bulbuskapsel auskleidende Basalmembran ist bei Fuchsin- oder Eosinfärbung deutlich erkennbar und setzt sich ziemlich gleichmäßig

nach oben, rings um den Follikel verlaufend, wie am Schluß des Stadium I beschrieben, als Glashaut fort. Ueber die Bedeutung des Spaltraums, der jetzt zwischen der Papillenoberfläche und dem Bulbus auftritt, ist wenig bekannt. Die meisten Autoren erwähnen ihn überhaupt nicht, andere konstatieren nur sein Vorhandensein während Spencer u. Sweet (45) ihn gar als ein Artefact (pag. 557 l. c.) ansprechen. Auch Stieda (49e) in seiner Arbeit „Untersuchungen über die Haare des Menschen" (pag. 303) sagt: „An einzelnen Präparaten sieht man zwischen der Papillenoberfläche und der Innenfläche der Hohlwurzel einen kleinen Zwischenraum; dieser Raum ist offenbar nur ein Ergebnis der verschiedenen Schrumpfung des Haares und der Papille infolge der Behandlung der Haut mittelst der Härtungsmittel. — Wir dürfen wohl sicher annehmen, daß in Wirklichkeit hier die Oberfläche der Papille und die Zellen des Keimlagers einander berühren". Ich halte diese Annahme für durchaus verfehlt, denn dazu tritt die Erscheinung des Spaltes viel zu konstant auf, ich habe bei Anwendung der verschiedensten Härtungsmittel bei richtig geführten Schnitten den Spalt niemals vermißt. Meine Versuche, die Frage nach der Bedeutung des Spaltes durch Injektionen mit chinesischer Tusche [1]) zu lösen — ich bin nämlich der Meinung, daß das Erscheinen des Spaltes vielleicht auf das Vorhandensein von Lymphgefäßen zurückzuführen ist — ergaben kein Resultat. Es wäre vielleicht möglich, der Lösung dieser Frage durch Versuche an größeren Tieren beizukommen; bei Cavia cobaya habe ich Erfolge mit diesen Versuchen nicht erzielen können.

In die Zeit der Bildung des Bulbuszapfens fällt auch die Entstehung des Haarkegels. Oft schon bei sehr flacher Papille, meistens indessen erst dann, wenn der Bulbus stärker ausgebildet erscheint, ordnen sich Zellen mit der Matrixplatte als Basis von den Rändern der letzteren in nach oben spitzig zulaufenden Reihen zu einer kegelförmigen Figur an (Fig. 11, 15 u. a.). Bei pigmentierten Haaren geht der Haarkegelbildung eine Ansammlung körnigen schwarzbraunen Pigments über der Papille (Fig. 26) voraus, welches sich zwischen den Matrixzellen anlagert. Dieser Haarkegel liefert die Elemente zunächst für die innere Wurzelscheide und dann für das Haar selbst, während aus den peripheren Schichten die äußere Wurzelscheide gebildet wird. Diese Differenzierung, auf die im nächsten Abschnitt des näheren eingegangen werden soll, ist be-

[1]) cf. Lendorf, Anat. Hefte Bd. 17 S. 370.

reits von Kölliker (26), Feiertag (10), Unna (53 a), Stöhr (50b) u. a. eingehend beschrieben worden. Von einer Anlage des eigentlichen Haares, welches sich aus den in der Axe des Kegels gelegenen Zellen entwickelt, ist vorerst noch nichts zu sehen, denn diese Zellen verhornen erst später. Die Verhornung des Kegels beginnt an der Spitze und schreitet von oben nach unten vor (Fig. 21), während von unten immer neue Zellen produziert und nachgeschoben werden. In der Feststellung, daß die Verhornung nicht von unten aus erfolgt, stimmen übrigens die neueren Autoren und Lehrbücher überein, bis auf das Lehrbuch von Szymonowicz-Krause (51), welches merkwürdigerweise die Verhornung von unten nach oben vor sich gehen läßt. Am klarsten schildert wohl Friedenthal (13) an menschlichen Haaren diesen Vorgang, indem er schreibt: „Hier wie bei der Mehrzahl der chemischen Umbildungsprozesse der Körperzellen beginnt der Prozeß bei den ältesten Zellen einige Zeit nach Verlust der Vermehrungsfähigkeit. Im Innern der später verhornenden Zellen findet eine Umwandlung des weichen Protoplasmas in festere Fibrillarsubstanz statt." Sobald die Verhornung des Kegels einsetzt, lassen sich bereits auch die gestreckten Kerne der Henleschen Schicht erkennen, die als einreihige Schicht unmittelbar an der Grenze der äußeren Wurzelscheide verläuft, an welcher entlang sie sich an gut getroffenen Schnitten in diesem frühen Stadium bis zur Höhe des oberen Papillenrandes verfolgen läßt (Fig. 17).

In der äußeren Wurzelscheide hat sich vom Bulbus aufwärts inzwischen eine auffallende Veränderung vollzogen. Das Protoplasma der Zylinderzellen ist verschwunden und dieselben erscheinen infolgedessen jetzt glashell (Fig. 15).

Auch auf diesen Vorgang, der im Laufe der Entwicklung noch deutlicher wird, soll unten des Näheren eingegangen werden.

Noch bevor der Haarkegel deutlich in Erscheinung tritt, ist im oberen Drittel des Zapfens und zwar stets an derjenigen Seite, welche mit der Hautoberfläche einen stumpfen Winkel bildet, eine deutlich erkennbare Verdickung des Zapfens sichtbar. Es ist dies der Wulst, das zukünftige Haarbeet. Figuren 11, 12 und 13 zeigen eine solche frühe Anlage, und die Form wie auch die Stellung der in der Anschwellung befindlichen Kerne deutet bereits auf die kommende Veränderung in diesem Teil des Zapfens hin. Wenn Stöhr (50b) sich bei der Beschreibung dieses Gebildes gegen Unna (53) wendet, indem er dessen Feststellung, daß der Wulst bereits in diesem frühen

Stadium auftrete, als falsch bezeichnet und die Vermutung ausspricht, daß der Befund Unnas auf die Unvollkommenheit des zur Verwendung gelangten Mikrotoms und dadurch hervorgerufene zu dicke Schnitte zurückzuführen sei, so kann ich an Hand meiner Befunde, die allerdings das Meerschweinchen betreffen, die Feststellung Unnas nur durchaus bestätigen; ich habe Stadien, wie das in Fig. 11 abgebildete unzählige Male gefunden und zwar bei Schnittdicken von 5 und 10 μ. Je mehr der Wulst sich ausbildet, um so ausgeprägter tritt nun auch die Verschiedenheit in der Anordnung seiner Zellkerne zutage. Ist der höchste Grad der Ausbildung erreicht, so zeigt die am meisten peripher gelegene Schicht stark in die Länge gestreckte Kerne, die nach dem zentralen Teil der Ausbuchtung hin konvergieren, weiter nach innen folgen dann 1—2 Schichten mit weniger gestreckten, aber immerhin noch ausgeprägten ovalen Kernen, und der übrige Teil wird von Zellen mit mehr rundlichen Kernen ausgefüllt. Die ganze Wulstpartie erscheint im allgemeinen etwas dunkler gefärbt, als der übrige Teil des Haarbalges; dieser Eindruck wird indessen hauptsächlich durch das enge Zusammenrücken der Kerne hervorgerufen, denn weder das Zellplasma, noch die Kerne zeigen in der Färbung andere Reaktionen, als die in der Umgebung des Wulstes gelegenen Elemente. An der gegenüberliegenden Seite des Zapfens, also an der Seite, welche mit der Hautoberfläche einen spitzen Winkel bildet, tritt gleichfalls eine Ausbuchtung hervor (Fig. 15, 16), die indessen sehr klein ist und meist nur während des Stadiums der im Wulste stattfindenden lebhaften Zellvermehrung deutlicher wird. Auch hier sind bisweilen karyokinetische Figuren sichtbar (Fig. 25).

Backmund (2) bestreitet in seiner Untersuchung über die Entwicklung der Katzenhaare das Auftreten eines Wulstes bei der Katze. An und für sich schon unwahrscheinlich, daß so grundlegende Unterschiede in der Haarentwicklung verschiedener Tierspezies bestehen sollen, zeigt aber seine Figur 10 unterhalb der Talgdrüse eine, wenn auch kleine Anschwellung, die nach meiner Meinung eine Wulstanlage darstellt, jedoch nicht richtig in den Schnitt gefallen ist. Diese meine Meinung wird unterstützt durch eine Bemerkung Stiedas (49 e) (pag. 330 l. c.), in welcher er den Wulst am Katzenhaar erwähnt.

Wenn der Wulst schon ziemlich entwickelt ist, treten auch die Talgdrüsen auf [1]). Fast stets erscheint die an der nach abwärts ge-

[1]) Im Gegensatz zur Maus also sehr spät. (cf. Oyama (37) S. 596.

neigten Seite des Zapfens gelegene Drüse erheblich größer als die andere auf der gegenüberliegenden Seite (Figur 24 zeigt eine der seltenen Ausnahmen), und ist die Richtung der Haaranlage eine ausgeprägt schiefe, so ist überhaupt nur eine Drüse anzutreffen. Daß ein solches Bild nicht etwa nur durch einen Tangentialschnitt vorgetäuscht wird, sondern daß dann wirklich nur eine Drüse vorhanden ist, beweisen die zur Kontrolle gemachten Querschnitte; auch bei Längsschnitten müßte in diesem Fall auf den Nebenschnitten an der Seite des Zapfens, welche mit der Oberfläche einen spitzen Winkel bildet, eine Andeutung einer Talgdrüse angetroffen werden, was indessen niemals der Fall ist. Zunächst eine kleine Ausbuchtung von kolbiger Gestalt darstellend (Fig. 17), wächst die Drüse zu ansehnlicher Größe und zeigt schließlich eine halbkugelige Form; sie ist nach außen abgegrenzt durch die den Zapfen umhüllende Membran, welcher eine periphere Lage niedriger Zylinderzellen aufsitzt, während zentral sich große rundliche Zellen befinden. Diese letzteren Zellen erfahren eine verhältnismäßig recht große Ausdehnung durch Einlagerung von Fetttröpfchen, und zwar tritt diese Veränderung am ausgesprochensten im zentralen Teil der Drüse auf, während die peripher gelegenen, der äußeren Wurzelscheide angehörigen Zylinderzellen kaum eine Veränderung zeigen. Durch Auswaschen der Schnitte in Alkohol und Xylol verschwinden die Fetttröpfchen, und das Zellplasma zeigt nunmehr eine wabig gebaute Struktur. Verhältnismäßig selten fallen Ausbiegung des Wulstes und Ausbiegung der Talgdrüse in einen Schnitt; je stärker die letztere entwickelt ist, um so mehr hat sie die Neigung, sich über den Haarbalg hinweg zu lagern. Eine Sproßung sekundärer Zapfen von den primären Drüsen aus, wie solche bei den Haussäugetieren von Marks (30) beschrieben ist, kommt bei Cavia cobaya nicht vor.

Ueber die Anzahl der Talgdrüsen stimmen übrigens die Befunde an anderen bisher untersuchten Tieren nicht überein. Während Backmund (2) bei der Katze und Oyama (37) bei der Maus beiderseitig Talgdrüsen gefunden haben, hat Marks (30) bei den von ihm untersuchten Haussäugetieren, ähnlich meinem Befunde, festgestellt, daß bei den Keimen mit schiefer Insertion Talgdrüsen nicht solitär auftreten, während er bei den senkrecht stehenden Haarkeimen mehrere Talgdrüsen im Umfang des ganzen Haares fand.

Häufig in diesem Stadium trifft man oberhalb des Zapfens in den Epidermisschichten ein merkwürdiges Gebilde an, welches nach

der mir vorliegenden Literatur bisher nur Backmund (2) bei der Katze gesehen hat, der indessen diese Erscheinung nur mit wenigen Worten erwähnt (pag.360 l. c.). Je nach der Richtung der Zapfenaxe, also entweder rechts oder links von der Einmündungsstelle des Zapfens in die Epidermis, macht sich eine Verdickung an der unteren Fläche des Stratum corneum bemerkbar. Bald indessen sieht man, daß es sich um ein vom Stratum corneum unabhängig sich entwickelndes Gebilde handelt, das zwischen Stratum intermedium und Stratum cylindricum, in der Richtung nach dem Zapfen zu hinabwuchernd, auf diese Weise die Zellen des Stratum intermedium, soweit diese in der Zapfenaxe liegen, umschließt und in einem späteren Stadium in ausgebildetem Zustand schließlich die Form einer an einer Seite offenen Ellipse annimmt, deren Schenkel sich mit Pikrin intensiv gelb färben. Mit dem eigentlichen Zapfen stehen die von dieser Kappe eingeschlossenen Zellen zunächst lediglich durch einen schmalen Hals, der nur ein bis zwei Zellenbreiten breit ist, in Verbindung (Fig. 12, 17, 18, 21). Die Zellen des Stratum cylindricum, die durch diese Wucherung von den Intermediärzellen völlig getrennt worden sind, verlieren augenscheinlich ihr Protoplasma, zeigen eine wabige Struktur und hellen sich vollständig auf; an ihren Kernen macht sich weder in der Stellung noch in der Gestalt auf diesem Stadium irgend welche Veränderung bemerkbar.

Inzwischen sind in dem Haarkegel weitere Veränderungen vor sich gegangen. Die schwarzbraunen Pigmentkörnchen haben sich bis zu den verhornten Teilen des Kegels fortgesetzt. Die Zellen im Innern des Kegels haben sich stark vermehrt. Der Kegel wird größer und die Kegelspitze rückt immer mehr in die Höhe. Die axial gelegenen Zellen werden zum Haar, die an der Peripherie liegenden zur inneren Wurzelscheide, während aus den zwischen Haar und innerer Wurzelscheide liegenden Zellen die Scheidencuticula und die Haarcuticula entstehen (Fig. 18, 20 u. a.). Die heraufwachsende verhornte Kegelspitze schiebt die ihr entgegenstehenden Follikelzellen zur Seite nach der Peripherie hin, und aus diesen Zellen, deren Kerne sich jetzt teilweise quer lagern, wird alsdann die innerste Lage der äußeren Wurzelscheide. Bei diesem Vorgang will Stöhr (50 b) gefunden haben, daß die weiter oben über der Talgdrüsenanlage liegenden Elemente verhornen, alsdann zerfallen und so den Weg des später heraufwachsenden Haares markieren. Stieda (49 e) wendet sich in seiner bereits erwähnten, im wesentlichen gegen die Stöhr-

schen Untersuchungen gerichteten kritischen Schrift eingehend gegen diese Feststellung, und ich muß mich, selbstverständlich unter Offenlassung der Frage, ob die Vorgänge beim Menschen und bei Cavia cobaya sich decken, unbedingt zu der Ansicht Stiedas bekennen. An keinem meiner vielen Präparate ist auch nur die Spur eines Zerfalls der Zellen oder ihrer Kerne und des dadurch entstehenden Kanals zu bemerken.

Marks (30) fand an den von ihm untersuchten Föten von Schaf, Rind, Pferd und Schwein eine Verfettung der axialen Zellen im oberen Drittel des Haarzapfens, die sich bis unter das Stratum corneum der Epidermis fortsetzt; durch den Zerfall der verfetteten Zellen soll ein röhrenartiger Raum entstehen, der beim Schaf besonders weit ist und diese Röhre soll den Haardurchbruch vermitteln. Die von Marks gegebenen Abbildungen erscheinen mir für diese Behauptung wenig überzeugend. Speziell Schafföten sind von verschiedenen Autoren, wie Reißner (40), v. Nathusius (35), Sticker (48) untersucht worden, und ein so auffallender Befund hätte doch kaum allen diesen Untersuchern entgehen können. Wie dem nun aber auch sein mag: bei Cavia cobaya zeigen sich Bilder, wie Marks sie bringt, lediglich an Schnitten, bei denen der obere Teil des Zapfens mit der Talgdrüse nur tangential getroffen ist, während reine Längsschnitte eine solche Verfettung des ganzen oberen Haarbalgteils niemals erkennen lassen.

Die Differenzierung des den Follikel umhüllenden bindegewebigen Haarbalgs tritt beim Meerschweinchen schon verhältnismäßig früh in Erscheinung. Schon in einem so frühen Stadium, wie es die Fig. 8 und 9 darstellen, ist in einzelnen Fällen eine deutliche Faserung zu erkennen, die parallel zum Zapfen verläuft und denselben beiderseitig umschließt. In den meisten Fällen ist diese Faserung freilich erst im Stadium des Bulbuszapfens, und zwar hauptsächlich an dem den Bulbus umschließenden Teil deutlich erkennbar (Fig. 11 und 12); doch ist auch hier, wie überhaupt im embryonalen Stadium die Differenzierung der Faserlagen in die Ring- und Längsfaserschicht schwer zu unterscheiden. Die Grenze zwischen dem bindegewebigen und epithelialen Haarbalg wird durch die Glashaut dargestellt, die den Zapfen in seiner ganzen Länge umkleidet. Ueber das Zustandekommen dieser sich mit van Gieson rot färbenden, bei Meerschweinchenföten wenig starken Membran ist von den verschiedenen Untersuchern viel geschrieben, und beinahe jeder erklärt die Entwicklung

der Glashaut auf andere Weise. Daß an der Entwicklung der Glashaut sowohl das Epithelgewebe wie auch das Bindegewebe beteiligt ist, darf seit den eingehenden Untersuchungen Bonnets (5) heute, entgegen der Annahme früherer Autoren, als feststehend gelten, aber über die Art des Aufbaues sind die Meinungen grundverschieden. Ich will die einzelnen Ansichten hier nicht wiedergeben, zumal da die Erklärung derselben ohne Wiedergabe der den verschiedenen Arbeiten beigefügten Abbildungen schwer möglich ist, aber ich bin der Meinung, daß ein erheblicher Teil dieser übrigens meist an menschlicher Haut festgestellten widerstreitenden Befunde auf postmortale Veränderungen zurückzuführen ist. Ich selbst bin nicht in der Lage, in den Widerstreit der Meinungen bezüglich des Aufbaues der Glashaut einzugreifen; das fötale Meerschweinchen zeigt, wohl infolge seiner Kleinheit, die Struktur dieses Gebildes nicht so deutlich wie die Abbildungen menschlicher Haut bzw. die Haut anderer größerer Säugetiere dies erkennen lassen. Ich muß mich also lediglich auf eine Beschreibung des Befundes, wie er sich bei Cavia cobaya darstellt, beschränken, wie ich sie oben (Schluß des Stad. 1) gegeben habe. Ich nähere mich mit meiner oben erwähnten Darstellung über die Entstehung der Glashaut wohl am meisten der Ansicht Kromayers (28), der die das Stratum cylindricum gegen das Bindegewebe abgrenzende Basalmembran als Matrix für den epithelialen Teil der Glashaut anspricht. Kromayer meint allerdings, daß die Epithelzelle gewissermaßen Wurzeln in das Protoplasma der Bindegewebszelle schlage, und dem muß ich widersprechen; nach meinen Feststellungen legen im Gegenteil sich Bindegewebszellen an die Basa'm mbran an und gehen hier, nachdem ihre Kerne eine regressive Metamorphose durchgemacht haben, wahrscheinlich zugrunde. Färberisch läßt sich bei Cavia ein Unterschied zwischen innerer und äußerer Glashaut auch beim embryonalen fertigen Haar leider nicht darstellen, dieselbe erscheint vielmehr als eine strukturlose völlig homogene, mit van Gieson sich rot färbende Membran (Figur 32). Stöhr (50b) hat bereits treffend darauf hingewiesen, daß diese Farbreaktion auf spezifische Bindegewebsfärbungen schon ein schlüssiger Beweis für die Beteiligung des Bindegewebes am Aufbau der Glashaut sei. Infolge der Homogenität der Glashaut ist an meinen Präparaten auch bei Anwendung schärfster Systeme (Figur 32) nichts davon zu sehen, daß sie auf der Innenfläche gerippt ist, wie Unna (53) es beschreibt und wie das auch in die neueren

Lehrbücher (z. B. Szymonowicz-Krause 51) übergegangen ist. Diese letztgenannten Autoren haben übrigens die Ansicht, daß die Glashaut aus Epithel und Bindegewebe besteht, nicht in ihr Lehrbuch übernommen, sie sprechen vielmehr nur von der „bindegewebigen Glashaut" (pag. 389 l. c.). Auch die Feststellung von Spuler (46), „daß Fortsätze der Epithelzellen durch die Glashaut hindurchtreten und dort mit Ausläufern von Bindegewebszellen in Zusammenhang stehen", ist an meinen Präparaten nicht nachweisbar.

Die Papille hat inzwischen immer mehr eine längliche Gestalt angenommen, da sie von der Bulbuskapsel jetzt in dem oberen und den beiden Seitenteilen umklammert und so in ihrer Ausdehnung nach den Seiten hin behindert ist. Ihre Zellkerne, die zunächst durch den breiten Spalt zwischen den Ausläufern der Bulbuskapsel mit dem Bindegewebe kommunizieren, haben bindegewebigen Charakter, sie sind länglich ausgezogen und zeigen in ihrer obersten Lage die gleiche Stellung zur Längsaxe des Haarbalges wie die Kerne der sie umgebenden Matrixschicht.

IV. Stadium: Scheidenhaar.

Die innere Wurzelscheide, sowie das von ihr in seiner ganzen Ausdehnung umschlossene Haar haben sich nunmehr weiter differenziert und alle am fertigen Haar und seinen Scheiden sichtbaren Schichten lassen sich bereits deutlich unterscheiden (Figur 20). Die Papille zeigt jetzt durchweg eine eiförmig schmale Gestalt, ihr unteres Ende ist von den jetzt nur noch um Kernesbreite voneinander entfernten Bulbusrändern umfaßt (Figur 21 ff.), so daß sie nur noch durch diesen ganz schmalen Spalt mit dem darunter liegenden Bindegewebe kommunizieren kann. Die Papillenkerne haben ihre längliche Gestalt vollkommen verloren, sie sind polygonal oder würfelförmig und unterscheiden sich färberisch nicht mehr von den oberen Follikelzellen. Die bei pigmentierten Föten zwischen den Matrixzellen aufgetretenen Pigmentkörnchen haben sich außerordentlich vermehrt und dringen jetzt auch in die Zellen ein. Die Papille wird beiderseitig bis zur Hälfte ihrer Länge von Pigment umgeben (Figur 23), das sich auch nach oben in der Axe der Haaranlage als pigmentierter Zellstrang fortsetzt und schließlich in einem vorgeschrittenen Stadium die Rinde des Haares in ihrer ganzen Ausdehnung dunkelbraun erscheinen läßt. Wie das in den neueren Untersuchungen über die

fötale Haarentwicklung von Tieren und Menschen übereinstimmend angegeben ist, zeigt auch beim Meerschweinchen das heraufwachsende Haar ein schnelleres Wachstum als die zeitlich früher gebildete, das Haar umgebende innere Wurzelscheide; so wird die letztere von dem Haar eingeholt und schließlich durchbrochen. Nach Unna (53a) geschieht dieser Durchbruch des Haares durch die innere Wurzelscheide erst, wenn diese selbst die Hornschicht der Oberhaut durchbrochen hat; ist dies geschehen, so soll sie allmählich bis zur Talgdrüsenmündung abbröckeln. In den letzt erschienenen Untersuchungen wird aber nun fast durchweg der Haardurchbruch in irgendwelche Beziehung zu den Talgdrüsen gesetzt. Die Art, wie dies geschieht, ist je nach den verschiedenen bereits besprochenen Theorien verschieden. So läßt Marks (30) das Haar in der Gegend der Talgdrüsenmündung die innere Wurzelscheide durchbrechen und in dem von ihm beschriebenen durch Verfettung entstandenen röhrenartigen Raum bis an die Oberfläche wachsen. Stöhr (50b) läßt die innere Wurzelscheide in dem von ihm beschriebenen, gegen die freie Oberfläche geschlossenen Haarkanal allmählich heraufrücken, in der Talgdrüsengegend zerfallen und die nun verhornte Haarspitze dann die Oberfläche durchbrechen. Aehnlich schildert Backmund (2), der die Lehre vom Haarkanal übernommen hat, den Haardurchbruch, während Oyama (37), der, gleichfalls ein Schüler Stöhrs, zwar Haarkanalzellen fand, aber einen eigentlichen Haarkanal nicht entdecken konnte, diese Frage wenig eingehend behandelt und lediglich feststellt, daß die Haare bei der weißen Maus direkt durchbrechen.

Keine dieser Beschreibungen trifft auf die Verhältnisse bei Cavia cobaya zu. Hier erreicht das Haar die innere Wurzelscheide erst weit oberhalb der Talgdrüsengegend, etwa 2—3 Zellenbreiten unter der Oberhaut (Figur 29). Die dann durchbrochene innere Wurzelscheide legt sich hier, allmählich nach oben spitz zulaufend, dem Haare innig an, und dieses wächst dann allein weiter. Ein darauf folgendes Abbröckeln der inneren Wurzelscheide bis zur Talgdrüsengegend habe ich in keinem Falle feststellen können. Häufig aber erreichen innere Wurzelscheide und Haar zusammen die Oberfläche und dann erfolgt, wie Unna (53a) es beim Menschen gesehen hat, der Durchbruch erst oberhalb der Epidermis.

Die Schichten des Haares und seiner Scheiden sind am deutlichsten ausgeprägt vom Bulbus aufwärts bis etwa zur Höhe des

Wulstes; in Höhe der Talgdrüsen läßt bereits die zu starke Verhornung der Elemente eine deutliche Unterscheidung nicht mehr zu. Die besten Bilder auf diesem Stadium ergeben nach meinen Erfahrungen die mit Pikringemischen fixierten Objekte, an denen der Ueberschuß an Pikrinsänre absichtlich nicht völlig durch Alkohol ausgewaschen wurde. Durch diese Methode hebt sich die innere Wurzelscheide hellgelb von den Haarelementen einerseits und der äußeren Wurzelscheide andererseits besonders deutlich ab, ein Effekt, der durch bloße Nachfärbung mit van Gieson nicht in gleicher Weise zu erzielen ist.

In Höhe der Papillenspitze (Figur 23) treffen wir auf richtigen Medianschnitten in dieser hellgelben Zone als äußerste Schicht eine Reihe ovaler Kerne an, die mit ihrer Längsaxe parallel zum Follikel stehen; es sind dies die Kerne der Henleschen Schicht, die in Höhe der Papillenspitze länglich ausgezogen erscheinen, während sie weiter unten eine mehr rundliche Gestalt haben. Nach innen von dieser Schicht liegen die Zellen der Huxleyschen Schicht, deren Kerne in der ganzen Länge der inneren Wurzelscheide deutlich zu sehen sind und die in der oberen Partie des Haarbalgs lang ausgezogen und bereits verhornt erscheinen, während sie im unteren Teil des Follikels längsoval und noch chromatinhaltig sind. Nach unten lassen sich Henlesche und Huxleysche Schicht nur etwa bis zur halben Höhe der Papille verfolgen, weiter abwärts scheinen sie ineinander überzugehen. Axial von der Huxleyschen Schicht (Figur 20) liegen die Zellen der Scheidencuticula, deren in Höhe der Papillenspitze schwach ovale Kerne sich weiter aufwärts in die Länge strecken und schließlich, mit ihrer Längsaxe gleichfalls parallel zur Länge des Haarbalgs gestellt, eine ganz gestreckte Form annehmen. Medial von der Scheidencuticula liegen die Elemente des eigentlichen Haares, an dem wir drei Schichten unterscheiden können. Ihre Zellen überragen an Größe alle anderen axial von der inneren Wurzelscheide gelegenen Zellen und zeigen im unteren Teil des Follikels keine ganz einheitliche Gruppierung. Die äußerste der drei Schichten des eigentlichen Haares ist die der Haarcuticula, deren Zellen hierbei plump und rund mit großen Kernen erscheinen, dann eine ovale Gestalt annehmen, um noch weiter aufwärts ziemlich unvermittelt längliche Gebilde zu werden, deren einzelne Zellgrenzen deutlich voneinander getrennt erscheinen, und deren Kerne nach oben rundlich und immer kleiner werden. Nach innen von der Haarcuticula liegt dann die Schicht,

aus welcher die Rindensubstanz des Haares sich aufbaut. Hier finden wir Zellen mit stark entwickelten, zu langgestreckten Gebilden gewordenen Kernen, die merkwürdigerweise scharf parallel oder scharf rechtwinklig zur Längsaxe des Haarbalges gestellt sind; Uebergänge zwischen dieser ausgesprochen parallelen und senkrechten Stellung kommen nicht vor, dagegen treten nebenher noch polygonale Zellen auf mit größeren oder kleineren Kernen von rundlicher Gestalt. Die langgestreckten parallel zur Axe des Haarbalges gelagerten Zellen werden nach aufwärts immer schmaler, ihre Kerne ziehen sich fadenförmig aus und bilden verhornend schließlich die Rinde, von der nunmehr die innerste Schicht, die spätere Markschicht, deutlich abgegrenzt erscheint. Die Zellen der Markschicht sind also nur an einer kleinen Partie unterhalb des Wulstes scharf gesondert von denen der Rindenschicht; nach unten sind diese beiden Schichten nicht mehr als getrennt zu unterscheiden, so daß nicht mehr zu erkennen ist, welcher von beiden Schichten die Kerne angehören.

Die Regelmäßigkeit in der reihenweisen Anordnung der verschiedenen Schichten kann leicht den Gedanken nahe legen, daß diese Schichten untereinander eine engere Verwandtschaft zeigen, und zwar kann diese Auffassung bestärkt werden durch die an guten Medianschnitten zu machende Beobachtung, daß die einzelnen Schichten sich bis an das Ende der Bulbuskapsel verfolgen lassen, sich hier anscheinend umschlagen und so gleichsam eine Fortsetzung anderer Schichten bilden. In der Tat gibt es eine Anzahl von Vertretern dieser Anschauung und zwar sind als die diese Frage am umfassendsten behandelnden Autoren Mertsching (32), sowie Spencer und Sweet (45) zu nennen. Von der Feststellung ausgehend, daß die Haaranlage sich von der Epidermis aus einsenkt, verficht Mertsching die Meinung, daß das Haar mit seinen Hüllen ganz der Oberhaut entspreche. So soll die äußere Wurzelscheide, als die der Stachelschicht der Epidermis entsprechende Zellschicht, am Grunde des Haarbalgs auf zwei Lagen reduziert erscheinend, mit der äußeren Lage das Mark bilden, während die innere Schicht in das Zellenlager übergeht, aus welchem sich die Rindenschicht entwickelt (l. c. pag. 47). Die Henlesche Schicht soll in die Haarcuticula und die Huxleysche Schicht in die Scheidencuticula übergehen. Spencer und Sweet (45) kommen zu anderen Resultaten, sie schreiben: „The medulla of the hair is formed

primarily as a solid upgrowth of the cells which are continuous with those of the stratum Malpighii of the epidermis. The cuticle of the inner root-sheath is directly continuous with the cuticle of the hair. There is no real distinction of the inner root-sheath into Huxleys and Henles layer" (l. c. pag. 583).

Meine Figur 21, die zur besseren Verdeutlichung mit apochromatischer Immersion entworfen ist, zeigt die Unrichtigkeit der von den beiden genannten Autoren bekundeten Auffassung. Von einem Umschlagsrand der Schichten kann nur insoweit die Rede sein, als die äußere Wurzelscheide, nach unten zugeschärft verlaufend, sich als eine einschichtige Zellenlage bis an den Grund des Haarbalgs verfolgen läßt und nun, am Papillenrande emporsteigend, sich zur Matrixplatte umschlägt. Es ist durchaus nicht zulässig, „die Schichtung des Haares unbeschadet der Anerkennung seiner Besonderheiten mit der Schichtung der Epidermis im allgemeinen in Parallele zu stellen" (Mertsching l. c. pag. 34); die notwendige Voraussetzung hiefür wäre, daß das Haar eine Einstülpung der Epidermis ist, aber hiervon kann doch niemals die Rede sein. Das Haar ist vielmehr lediglich eine Einsenkung der tieferen Epidermisschichten; das Stratum corneum senkt sich niemals mit ein, sondern es bedeckt die Einsenkung des epithelialen Zapfens. Ich will nicht sagen, daß Mertsching in seinen Figuren 1 und 4, die das Sichumschlagen der Schichten in andere Schichten verdeutlichen sollen, absichtlich nur den unteren Teil des Follikels abgebildet hat, aber hätte er den oberen Teil mitgezeichnet, so hätte sich die Unrichtigkeit seiner Auffassung ohne weiteres von selbst ergeben. Aber noch ein anderer, nicht minder gewichtiger Grund spricht gegen seine Theorie: das Haar mit der inneren Wurzelscheide kann gar nicht mit den Epidermisschichten zusammenhängen; bildet sich doch, was heute mit wenigen Ausnahmen als unbestritten gelten kann, der Haarkegel von der Papille des Haarbalges aus (vgl. vorliegende Arbeit pag. 243), die innere Wurzelscheide gehört also mit dem Haare genetisch zusammen. Diesen Einwand hat Mertsching (32) vorhergesehen und sucht ihn zu entkräften, indem er sagt: „Ich verzichte darauf, den Widerspruch hier lösen zu wollen, da mir über die Entwicklung nicht genügend sichere Anhaltspunkte zu Gebote stehen, möchte aber doch es aussprechen, daß die bisher vorliegenden Abbildungen von embryonalen Haaren nicht derart die Einzelheiten wiedergeben, daß jene Ansicht völlig gesichert erschiene. Es hat den Anschein,

als verhielte es sich so, wie die Autoren meinen, genau erwiesen erscheint es mir aber nicht. Immerhin wäre es möglich, daß, was als innere Scheide erscheint, nur die beiden Oberhäutchen in sich begreife" (pag. 50 l. c.). Noch einen Schritt weiter gehen Spencer u. Sweet (45), denn sie bezweifeln es nicht nur, sondern bestreiten es überhaupt, daß die innere Wurzelscheide sich von der Papille aus erhebt, indem sie gefunden haben wollen, daß der innere Teil des Follikels aus einem Netzwerk von hornartigem Material besteht und im Anschluß an diese seltsame Entdeckung schreiben: „This network, which is in the case of Echidna and Ornithorhynchus formed directly out of the central part of the follicle itself, gives rise to the inner root-sheath" (pag. 560 1. c.). Auf dieser unrichtigen Beobachtung fussend, wollen sie dann an Hand ihrer Figur 25, die aber genau das Gegenteil ihrer Behauptung erweist, entdeckt haben: „in all the stages examined in which the root-sheath is developed it can be seen most clearly that the latter extends throughout the whole length of the follicle, and the open end is directly continuous with the middle layers of the epidermis" (1. c. pag. 570).

Gerade an den Ausführungen von Spencer u. Sweet (45) kann man sehen, wie eine falsche Voraussetzung notwendig zu falschen Schlüssen führen muß, und ich hoffe, durch meine vorstehenden Darlegungen, sowie durch meine Zeichnungen endgültig den Beweis erbracht zu haben, daß die immer wiederkehrende Neigung, den Haarfollikel als eine Art Einstülpung der Epidermis aufzufassen, demnach seine sämtlichen Schichten genau den Schichten der Epidermis entsprechen zu lassen, und insbesondere die innere Wurzelscheide gewissermaßen als Stratum corneum der äußeren Wurzelscheide anzusehen [Henle (20), Kohlrausch (25), Stieda (49), Mertsching (32), Spencer u. Sweet (45) u. a.], auf irrtümlichen Beobachtungen beruht.

Die bereits auf pag. 240 vorliegender Arbeit erwähnte Veränderung der Zellen der äußeren Wurzelscheide ist inzwischen noch deutlicher geworden. Mit der Aufhellung des Protoplasmas macht sich auch eine Veränderung in der Stellung der Kerne dieser Zellen bemerkbar, die von der Mitte der Zellen nach den gegen die innere Wurzelscheide gerichteten Zellgrenzen wandern. Dieser Vorgang ist bereits von Sticker (48) (l. c. pag. 13) an Schafembryonen, sowie von Garcia (14) (l. c. pag. 150) und Stöhr (50 b) (l. c. pag. 41) an menschlichen Föten beobachtet worden. Die Feststellung Stöhrs,

daß dieser Prozeß unterhalb des Wulstes beginnt und im weiteren Verlauf nach abwärts gegen den Bulbus fortschreitet, muß ich berichtigen: aus meinen Figuren geht hervor, daß die Aufhellung an dem am Bulbus gelegenen unteren Ende der äußeren Wurzelscheide beginnt und sich bis hinauf zum Wulst fortsetzt. Stöhr glaubt, diesen merkwürdigen Vorgang der Kernwanderungen und der Aufhellung der Zellen auf eine von ihm beobachtete Verdickung der den ganzen Haarbalg umziehenden Glashaut und den durch diese Verdickung für die äußere Wurzelscheide entstehenden Ernährungsschwierigkeiten zurückführen zu sollen; infolge dieser Ernährungsschwierigkeiten sei eine Protoplasmaverarmung eingetreten und aus diesem Grunde zeigen die Kerne das Bestreben, sich an einem Ort zu lagern, an dem die Bedingungen für die Stoffaufnahme günstiger wären. Stöhr weist darauf hin, daß diese Verd'chtung der Glashaut und ihre Folgen mit dem Haarwechsel zusammenhängen, der bei menschlichen Föten bereits in diesem Stadium einsetze und schließt seine Ausführungen (l. c. pag. 44) folgendermaßen: „Ich möchte also die ganze Vorgangsreihe, Verdichtung der Glashaut, Aufhellung der Zylinderzellen der äußeren Wurzelscheide und den Stellungswechsel der Kerne aus der Entwicklung des Haares ausscheiden und vielmehr als ein interkurrierendes Ereignis betrachten, das wahrscheinlich mit dem Haarwechsel resp. mit dem Absterben des ersten Haares in Zusammenhang steht.“ Gegen diese Erklärung Stöhrs für die oben erwähnten Vorgänge sprechen meines Erachtens mannigfache Bedenken. Daß im allgemeinen Kernwanderungen als Folge von Ernährungsschwierigkeiten vorkommen können, hat für Pflanzenzellen Haberlandt (19) und für tierische Zellen Korschelt (27) festgestellt, und diese Feststellungen sind durch die umfassende Arbeit von O. Hertwig (21), welche übrigens Stöhr zur Stütze seiner Auffassung heranzieht, als zweifelsfrei anzusehen. Etwas anderes aber ist es, ob hier überhaupt Ernährungsstörungen vorliegen, denn die Aufhellung der Zellen allein scheint mir für eine solche Annahme kein schlüssiger Beweis zu sein. Nach meiner Meinung sprechen gewichtige Gründe gegen diese Feststellung. Daß die geschilderten Vorgänge dem Haarwechsel zeitlich vorangehen, ist unbestreitbar, aber das scheint mir kein hinreichender Grund für die Annahme, daß dieselben mit dem Haarwechsel bzw. mit dem Absterben des ersten Haares in direktem Zusammenhang stehen. Die Aufhellung der Zylinderzellen der äußeren Wurzelscheide und

der Stellungswechsel der Kerne treten nämlich bei Cavia cobaya bereits in einem Stadium der fötalen Entwicklung auf, in welchem die Elemente des Primärhaares sich erst zu differenzieren beginnen, also zu einer Zeit, in der von einem Absterben des ersten Haares oder gar von einem Haarwechsel noch gar keine Rede sein kann (Figur 15 u. a.), denn der letztere setzt beim Meerschweinchen erst um die Zeit der Geburt herum ein. Es ist also wohl anzunehmen, daß der beim Menschen intrauterin schon so frühzeitig beginnende Haarwechsel und die Aufhellung der Zylinderzellen ein zufälliges Zusammentreffen darstellen und jedenfalls in keinem Verhältnis von Ursache und Wirkung stehen. Was nun die durch die vermuteten Ernährungsstörungen verursachte Protoplasmaverarmung und die dadurch bedingte Kernwanderung angeht, so sprechen gegen eine solche typische Degenerationserscheinung nach meiner Meinung besonders die mitotischen Kernteilungen, die sich innerhalb der aufgehellten Zellen des öfteren finden (Figur 24). Viel näherliegend wäre es doch wohl, die Lageveränderung der Kerne als Folge dieser Mitosen anzusprechen, und auch die Aufhellung der Zellen selbst könnte ihre Erklärung in den karyokinetischen Vorgängen finden. Selbst wenn man es aber dahingestellt sein lassen will, ob die Protoplasmaverarmung auf Ernährungsschwierigkeiten zurückzuführen ist, so ist immer noch nicht die Wanderung der Zellkerne durch diese Hypothese erklärt: dies geht schon aus dem Umstand hervor, den übrigens Stöhr (50 b) selbst erwähnt, daß es fraglich ist, „ob für die Ernährung der Epithelzellen die Verhältnisse in den inneren Partieen der äußeren Wurzelscheide günstiger liegen als an deren Peripherie; die Ernährungsmöglichkeit ist dort keine bessere, denn die axialeren Nachbarn der Zylinderzellen zeigen die gleichen Aufhellungen des Protoplasmas“.

Außer von Stöhr (50 b), der als erster sich mit der Protoplasma-Aufhellung und dem Platzwechsel der Kerne eingehender beschäftigt hat, ist bisher nur Backmund (2) auf diesen merkwürdigen Vorgang des Näheren eingegangen, und bereits seine Untersuchung zeigt eine erhebliche Abweichung von dem Stöhrschen Befund, die geeignet wäre, die Theorie von der Ernährungsschwierigkeit zu erschüttern. Backmund (2) findet nämlich bei der Katze die Aufhellung der Zylinderzellen zwar gleichfalls, aber einen Platzwechsel und eine Formveränderung der Kerne hat er nicht beobachten können. Diese Abweichung führt er darauf zurück, daß

die Glashaut bei der Katze eine geringere Dicke besitzt, als die des menschlichen Haares. „Durch die Verdickung wird wohl eine geminderte Ernährung, welche ihren Ausdruck in der Aufhellung der Zellen findet, herbeigeführt, doch ist dieselbe nicht so stark, um auch einen Platzwechsel und eine Formveränderung der Kerne wie am menschlichen Haare zu bedingen" (pag. 363 i. c.). Diese Erklärung der Abweichung von dem Stöhr'schen Befund ist nun unbedingt nicht richtig, denn das embryonale Meerschweinchen hat teilweise wiederum keine auch nur annähernd so starke Glashaut, wie Backmund (2) sie auf seiner Figur 12 abbildet, und der Stellungswechsel der Kerne findet hier trotzdem statt. Eine sichere Erklärung für den merkwürdigen Vorgang wird wohl erst möglich sein, wenn weitere Untersuchungen über diesen Punkt an anderen Tierspezies vorliegen.

Inzwischen sind an der im vorigen Stadium beschriebenen Kappe auffallende Veränderungen vor sich gegangen. Während das Haar im Follikel heraufwächst, zeigen die Zellen innerhalb der Kappe zunächst deutliche Spuren einer Verhornung und zwar zunächst in der Scheitelgegend der Kappe. Ist das heraufwachsende Haar bis in die Höhe des schmalen Halses gelangt, der die Verbindung der Follikelzellen mit den Kappenzellen darstellt, so wird der Engpaß völlig beseitigt, indem der Verbindungshals durch den scharfen Druck nach beiden Seiten auseinander gepreßt wird (Figur 22, 25, 31 u. a.). Freie Bahn hat das Haar aber trotzdem noch nicht, denn die entgegenstehenden von den Schenkeln der Kappe eingeengten Zellen können nur nach der rückwärtigen Wand der Kappe ausweichen und stauen sich, zum Teil verhornend, schließlich dort so, daß das Haar in seinem Vordringen behindert ist (Figur 27, 28, 30). Da das Wachstum des Haares aber fortschreitet, so muß sich naturgemäß die Spitze des letzteren krümmen, und so entsteht innerhalb der Kappe die Figur eines Krummstabes (Figur 29, 30). In einigen seltenen Fällen kommt es vor, daß innerhalb dieser Krümmung eine Anhäufung und Zusammendrückung von Zellen stattfindet (Figur 29). Die oben beschriebene Aufhellung der Zylinderzellen setzt sich inzwischen längs der Follikelwand nach unten fort (Figur31), häufig sind aber trotz dieser Aufhellung dennoch mitotische Teilungen dieser Zellen wahrnehmbar, die sich zumeist als Monasteren manifestieren.

Die vorstehend beschriebene Kappenbildung tritt nicht konstant bei allen Haaren auf, aber sie ist überaus häufig. Oft liegen auf den Schnitten Haare mit Kappenbildung neben Haaren, die ohne Kappe durchbrechen. Wo die Kappe nicht vorhanden ist, vollzieht sich der Durchbruch in der Weise, daß das Haar die Epidermis meist in grader Richtung durchbricht, oder aber, wenn das Stratum corneum zu großen Widerstand leistet, noch ein wenig zwischen Stratum corneum und Stratum intermedium sich hinschiebt, bevor es durchbricht. Tritt die Kappenbildung auf, so vollzieht sich der Durchbruch niemals am seitlich liegenden Scheitel der Kappe, bis zu dem das Haar wegen der dort zu starken Verhornung nicht vordringen kann, sondern an der Stelle des Stratum corneum, welche über dem höchsten Punkte des Krummstabes gelegen ist. Der Durchbruch erfolgt dann, indem Kappe und Stratum corneum durch den heftigen Druck des verhornten Haares ein Stück über das Niveau der übrigen Hautoberfläche emporgehoben (Figur 29) und schließlich gewaltsam gesprengt werden, wobei dann oft Fetzen der durchbrochenen Schicht von dem durchbrechenden Haar mitgerissen werden.

Mit dem Durchbrechen des Haares verliert zunächst der Wulst seine ausgeprägte Form und seine Gestalt nimmt jetzt mehr die Form einer Spindel an. Auch die Papille, die zuletzt eiförmig oder kuglig rund gewesen ist, erhält nunmehr eine mehr längliche Gestalt. Beide Vorgänge sind offenbar eine Folge des nachlassenden Drucks innerhalb des Haarbalges, denn die Spannung ist durch den erfolgten Durchbruch des Haares an die Oberfläche jetzt beseitigt.

Meinen Untersuchungen über den jetzt einsetzenden Haarwechsel sei wiederum ein kurzer Ueberblick vorausgeschickt über die Darstellungen, welche der Haarwechsel bei anderen Autoren bisher gefunden hat. Eine zusammenhängende Beschreibung durch die verschiedenen Stadien hindurch nach neueren Untersuchungsmethoden hat der Ersatz der Haare bei Tieren bisher noch nicht gefunden, und die bisherigen Teiluntersuchungen an Tieren wurden überdies im wesentlichen an ausgerupften Haaren vorgenommen. Eine eingehende und systematische Darstellung fand der Haarersatz nur an menschlicher Haut. Der Grund hierfür mag darin zu suchen sein, daß die tierische Haut extrauteriner Tiere durch das zu spröde Haarkleid dem Mikrotommesser einen zu starken Widerstand bot.

Durch die eingangs erwähnte Methode der Entfernung der über die Oberfläche hinausragenden Haare mit Baryum sulfurat. ist es mir möglich gewesen, diese Schwierigkeit zu überwinden. Aber auch die sehr gründlichen über den Haarwechsel beim Menschen vorliegenden Befunde sind in vielen wichtigen Punkten völlig widersprechend, und ich hoffe, daß es mir gelungen ist, durch meine Untersuchungen an Cavia cobaya zur Lösung mancher wichtiger Streitfragen beizutragen. In der folgenden Zusammenstellung habe ich auch hier wieder besonders die neuere Literatur berücksichtigt; die ältere Literatur hat eine vorzügliche Zusammenstellung in der Stiedaschen Arbeit „Ueber den Haarwechsel" (Archiv f. Anat. und Physiologie 1867) gefunden.

Haarwechsel.

Historischer Ueberblick.

Stieda (49) ist in umfassenden Arbeiten für seine Auffassung eingetreten, daß, nachdem das ausgebildete Haar das Maximum seines Wachstums erreicht hat, die Papille atrophisch wird. Aus dieser Atrophie der Papille ergeben sich Ernährungsstörungen für das auf der Papille sitzende Haar, das auf diese Weise keinen Zuwachs an Zellen mehr erhält; die Zellen des Keimlagers verhornen zum größten Teil und so entsteht der Haarkolben, der von einem geringen Rest nicht verhornter Zellen des Keimlagers umgeben ist. Von hier aus entsteht ein neuer in das Bindegewebe hineinwachsender Sproß, den die meisten Autoren fälschlich als die durch das Zugrundegehen des Haares leer gewordene äußere Wurzelscheide angesehen haben. Bindegewebszellen stülpen diesen Fortsatz ein, und so entsteht die neue Haarpapille, auf der sich alsdann aus den Zellen des Fortsatzes das neue Haar bildet, während das alte Haar aus dem Follikel hinausgedrängt wird.

In seiner neuesten 1910 erschienenen Arbeit „Untersuchungen über die Haare des Menschen", die ich des Zusammenhanges halber außerhalb der chronologischen Reihenfolge an dieser Stelle erwähne, tritt Stieda (49 e) nochmals mit aller Schärfe der Lehre von der Haarneubildung auf der alten Papille entgegen. Er bestreitet, daß die alte Papille jemals ihren Standort verläßt und daß sie sich jemals zu einer neuen Papille regenerieren kann. Die alte Papille geht

vollständig zugrunde, eine Trennung der Haarwurzel von der Haarpapille findet niemals statt. Es bildet sich vielmehr nach Atrophie der alten Papille eine neue junge Papille an einem neuen Keim am unteren Ende des verkürzten Haarbalges aus dem Stratum germinativum. Der Haarstengel ist nichts weiter als ein Bindegewebsbündel mit Blutgefäßen, die dem jungen Haarkeim Nahrungsstoffe zuführen.

Götte (16) denkt sich die Bildung neuer Haare beim Menschen und Säugetieren nach embryonalem Modus, also als eine Einsenkung des Epithels von der Epidermis aus. Außerdem aber können auch noch im oberen Teil einer primären Haaranlage Haare ohne Papille, die er „Schalthaare" nennt, entstehen, drittens können sich neben dem Schalthaar in derselben Haaranlage noch andere Haare bilden, die er als „Sekundärhaare" bezeichnet und viertens entstehen nach Loslösung des alten Haares von der Papille auf letzterer wieder neue Haare. Da diese komplizierte Theorie längst widerlegt ist, so soll auf die Bildung der einzelnen Haararten hier nicht eingegangen, sondern nur hervorgehoben werden, daß Götte neue Haare, soweit sie Papillenhaare sind, auf der alten Papille sich bilden läßt.

Feiertag (10) widerlegt eingehend die Schalthaartheorie Göttes als unhaltbar und vertritt im übrigen, als Schüler Stiedas, die Anschauungen seines Lehrers. Die Entstehung neuer Haare bei erwachsenen Menschen und Tieren nach embryonalem Modus bestreitet er nicht, aber er kann sie mit Sicherheit nicht konstatieren. Dagegen kommt er, wie Stieda, zu dem Ergebnis, daß die Bildung neuer Haare durch eine von den Zellen der äußeren Haarscheide ausgehende Wucherung erfolgt. Durch die Wucherung wird ein in die Cutis hineinragender Fortsatz erzeugt (sekundärer Haarkeim). Aus diesem Fortsatz entsteht, in gleicher Weise wie aus dem embryonalen primären Haarkeim, Haar und Haarscheide. Der Bildung des sekundären Haarkeims geht eine Atrophie der Papille des alten reifen Haares voraus. Es entsteht niemals ein neues Haar auf der alten Papille, sondern für das neue Haar wird eine neue Papille gebildet.

Unna (53a) legte seine Ansichten über den Haarwechsel in einer umfangreichen und später viel umstrittenen Arbeit nieder. Das erste Kriterium des beginnenden Haarwechsels ist ein Starrwerden des unteren Teils der Balgwand. Die Ansicht Stiedas, daß ein solches Merkmal in Gestaltveränderungen der Papille zu finden sei, wird von Unna bestritten. Das Papillenhaar steigt

nach Loslösung von der Papille im Balge auf bis zu einer mittleren Region des Balges, welche sich durch Produktivität der Zellen ihrer äußeren Scheide auszeichnet, und setzt dort sein Wachstum fort. Das Haar erhält dann einen marklosen Nachschub, indem die Stachelzellen verhornen und in Form eines Haarschafts in die innere Scheide nachschießen. Während der markhaltige Zylinder so durch den sich anlötenden marklosen zum Balge hinausgeschoben wird, bröckelt die innere Scheide von oben herunter ab und es entsteht allmählich das Gebilde, welches Götte „Schalthaar" nennt. Dieses ist also nicht, wie Götte angibt, ein zweites Haarindividuum. Der Balg fällt hinter dem Haar zusammen und die Papille atrophiert langsam. Das abgelöste Haar hat am unteren Ende zunächst Kelchform; da aber die innere Wurzelscheide rascher aufsteigt als das Haar selbst, so läßt sie immer mehr Stachelzellen von der Seite her in den Haarschaft hineinstrahlen, wodurch das untere Haarende das Aussehen eines Besens erhält. Hat das Haar die mittlere produktive Region, welche Unna als präformiertes Haarbeet bezeichnet, erreicht, so bleibt es hier stehen und wird von den Zellen des Haarbeets weiter ernährt. Das Haarbeet vertritt also von nun an die Stelle der Papille; das im Haarbeet sitzende Haar bezeichnet Unna als „Beethaar". Von dem Haarbeet aus wird in den alten Balg ein Zellfortsatz hinuntergeschickt, der ein neues Papillenhaar erzeugt. Das junge Papillenhaar kann das ältere Beethaar verdrängen, es kann aber auch neben dem Beethaar fortwachsen. Unna stellt für das fötale Leben als Regel auf, daß der Fortsatz den alten Balg wieder aufsucht, während er für das extrauterine Leben die Möglichkeit einer Neubildung des Fortsatzes offen läßt. Bemerkt sei noch, daß Unna in einer späteren Arbeit (53 c) seine Lehre vom Beethaar als irrtümlich selbst widerruft.

v. Ebner (8), der seine Untersuchungen an menschlichen Kopfhaaren und Cilien gemacht hat, sieht beim eintretenden Haarwechsel die Papille sich abheben, indem der Haarbalg zunächst am Grunde zusammenfällt, und alle epithelialen Teile mit Ausnahme einer einzigen auf der Papille sitzenden Zellenschicht (Matrix-seu Fußzellen) in die Höhe rücken. Auch Glashaut und Papille rücken nach aufwärts, während die beiden äußeren Haarbalgscheiden hinter der sich emporhebenden Papille zusammenfallen. Dies führt zur Bildung des von Wertheim (56) zuerst beschriebenen Haarstengels. Ist einmal das Haar von der Papille abgehoben, so ändert

sich die Distanz des Kolbens von der Papille nur noch wenig. Die besenartige Auffaserung des nun papillenlosen Kolbenhaares geschieht durch Hineindrängung der Zellen der äußeren Wurzelscheide. In der Talgdrüsengegend hört die Verkürzung des Balges auf; hier sitzt der Haarkolben in der durch angehäufte Zellen erweiterten Stelle fest eingekeilt in die ruhende äußere Wurzelscheide, um erst dann seinen Platz zu verlassen, wenn die Bildung eines neuen Haares schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Das von Stieda (49 a) behauptete Verschwinden der alten Papille bestreitet v. Ebner. Die Papille atrophiert allerdings, aber erst nachdem das Haar abgestoßen ist, sie verschwindet jedoch nie, sie bildet, wie schon Langer (29) behauptet hat, die Grundlage eines neuen Haares. Die Neubildung erfolgt also im alten Balge und auf der alten Papille. Der von Stieda (49 a) behauptete, abwärts wuchernde neue Fortsatz ist nichts weiter als der zusammengefallene Balgteil mit der abgeflachten Papille. Die Bildung des neuen Haares leitet sich dadurch ein, daß die epithelialen Matrixzellen des atrophischen Haarsacks neuerdings zu vegetieren beginnen. Dadurch entsteht ein Ueberdruck, der den Haarbalg ausdehnt und auf demselben Wege zurückschiebt, auf welchem er während des Wachstumsstillstandes emporrückte. Wenn die Papille wieder größer geworden ist, so legt sich über dem Papillenhals nach embryonalem Modus dann das neue Haar an. Mit zunehmendem Wachstum des Haares rückt die Papille im Haarstengel immer tiefer hinunter, um schließlich an dieselbe Stelle zu gelangen, wo sie war, als das abgestoßene Haar noch voll vegetierte, und so verschwindet schließlich auch der Haarstengel wieder.

Schulin (43) lehnt sich in seinen hauptsächlich am Ochsen vorgenommenen Untersuchungen im wesentlichen an Unna (53 a) an. Auch er meint, daß das Haar nach Ablösung von der Papille noch weiter wächst und zwar geschieht das Hinaufschieben durch Zellen, welche von der äußeren Wurzelscheide produziert und dem Haar apponiert werden. Nach Schulin stehen also die Zellen der äußeren Wurzelscheide mit denen des Haarkolbens in unmittelbarem Zusammenhang. Den im embryonalen Leben auftretenden Wulst deutet Schulin als durch mechanische Reize hervorgebracht, da hier der M. arrector ansetzt, der durch Zug die Anschwellung bewirkt.

Reinke (30) verwirft die von den früheren Autoren aufgestellten Theorien über das Wachsen des Kolbenhaares. Nach seiner

Meinung erklärt sich der Vorgang so, daß der Ueberschuß der sich in der äußeren Wurzelscheide vermehrenden Zellen nach oben rückt, um schließlich im Haarbalgtrichter zu verhornen und abgestoßen zu werden. Löst sich nun das Haar von der Papille, so wird es mit seinem aufgefiederten Ende von den Zellen der äußeren Scheide eingekeilt und mit diesen durch die Riffelfortsätze auf das engste verbunden. Mit den höher rückenden Zellen der Scheide wird auch das Haar emporgetragen bis in die Talgdrüsengegend, wo sich eine Einschnürung der äußeren Scheide findet. Der Schaft kann diesen Engpaß passieren, der aufgefiederte Kolben nicht. So kommt es unterhalb dieser Stelle zu einer spindelförmigen Anschwellung, die dem Unnaschen Haarbeet entspricht. Nach der auf diese Weise erfolgten Fixierung des Kolbenhaars tritt eine rückläufige Wachstumsbewegung ein. Die hinter dem Kolbenhaar zusammengefallene Wurzelscheide hat sich in einen soliden Epithelstrang umgewandelt, der aber stets im Zusammenhang mit dem Rest der Matrixzellen und der atrophischen Papille bleibt. Jetzt beginnt er gegen die Tiefe zu wuchern und treibt die sich wieder vergrößernde Papille vor sich her, auf der dann das neue Haar entsteht. Das neue Haar treibt entweder das Kolbenhaar zum Balge heraus, oder, wo das nicht gelingt, bahnt es sich neben diesem einen Weg an die Oberfläche.

Garcia (14) fand bei seinen Untersuchungen an menschlichen Embryonen, daß die Bildung des Haarkolbens mit einer verminderten produktiven Tätigkeit der Matrixzellen einsetzt und zwar zunächst an der Basis der Papille, zuletzt an der Papillenspitze. So entfernen sich nacheinander die Henlesche und die Huxleysche Schicht, sowie die Cuticulae. Durch diese Erhebung der äußeren Schichten über dem Papillengipfel gewinnt die Haarwurzel die Gestalt des Haarkolbens, wenn das Haar noch mit seinen Matrixzellen an dem Gipfel der Papille in Verbindung steht. Die äußere Wurzelscheide verkürzt sich, und so rückt die verkleinerte Papille empor. Der Kolben rückt nach oben, weil die dem Papillengipfel entsprechenden Zellen, die aber nicht mehr zu Haarzellen werden, zunächst noch produktiv bleiben. Die Neubildung von Zellen über dem Papillengipfel hört auf, die einzelnen Zellen wachsen nun aber durch Vergrößerung ihrer Zellkörper, wodurch der Epithelstrang noch an Länge zunimmt. Die Zellen des Stranges werden blaß, schrumpfen dann ein, und der nunmehr verhornte Haarkolben kann nur noch infolge der Vermehrung der Zellen der äußeren Wurzelscheide in

die Höhe steigen und zwar bis zur Ansatzstelle des Arrectors. Der Haarkolben umgibt sich am unteren Ende mit einer helleren Schicht kernloser Zellen, der Epithelstrang verkürzt sich durch Schrumpfung seiner Zellen, und die Papille wird noch kleiner und kuglig. Im weiteren Verlauf verschwindet der geschrumpfte epitheliale Zylinder von unten nach oben, und an seiner Stelle haben wir einen aktiven epithelialen Zylinder, dessen unterste Zylinderzellen die bis zur produktiven Region der äußeren Wurzelscheide emporgestiegene Papille halbkreisförmig umgreifen und so die sekundäre Matrixplatte bilden; auf dieser bildet sich dann der Haarkegel. Der neue epitheliale Haarfollikel verlängert sich nach unten, das aus dem Haarkegel entstehende junge Haar erreicht in seinem Wachstum das alte Haar, und das letztere fällt schließlich aus.

Auburtin (1) schließt sich in seinen gleichfalls am Menschen vorgenommenen Untersuchungen der Darstellung von Garcia (14) an. Nach der Ablösung von der Papille fasert sich das Haar unten auf, der so entstehende kurze Epithelstrang enthält ungleich große, sich noch vermehrende Zellen ohne irgendwelche Anordnung. Der Epithelstrang wird länger und zwar nicht allein, wie Garcia meint, durch Vermehrung seiner Elemente, sondern auch die Zellen der Wurzelscheide nehmen an der Bildung des Stranges teil. Die Papille ist etwas in die Höhe gerückt und zeigt hinter sich den Haarstengel. Mit der Verlängerung des Epithelstranges geht seine scharfe Abrandung nach außen verloren, er wird zackig, und es zeigt sich überhaupt ein Durcheinanderliegen der Elemente, die nur im Innern eine gewisse Anordnung in Gestalt längs verlaufender Spindelzellen aufweisen. Auch über der Papille sind die Zellen regellos gelagert, von dem Zurückbleiben geordneter Matrixzellen, wie v. Ebner das beschreibt, ist keine Rede. Wird die Papille weiter emporgetrieben, so zeigt auch der Zellstrang neues Leben. Er wird nämlich vom Kolbenlager aus mit einer Zylinderzellenschicht umkleidet, welche sich schließlich bis an den Hals der Papille erstreckt. Diese ist etwas kürzer geworden, der Haarstengel länger. Die frühere lebhafte Färbung der Papille ist verloren gegangen. Das Zylinderepithel ist teilweise durch Zellproduktion aus den Zellen des Stranges neu entstanden, aber im wesentlichen bildet es sich aus vorhandenen Elementen um. Mit dieser Schilderung setzt sich Auburtin in Widerspruch zu dem Befund Garcias (14). Während Auburtin mit dem Beginn des Emporsteigens der Papille auch die Regeneration

des Stranges beginnen läßt, läßt Garcia mit demselben Zeitpunkt eine immer größere Atrophie im Strang Platz greifen. Nach Auburtin kann auch die Schilderung von Garcia zutreffen, aber für die Kopfhaare hält er seine eigene Darstellung für richtig. Bei dem höchsten Stand der hinaufgerückten Papille erfolgt die Anlage des neuen Haares. Die Haaranlage wird von einigen der oben erwähnten Spindelzellen überzogen, die zur Bildung der Henleschen Schicht oder der Wurzelscheidencuticula beitragen. Mit dem weiteren Wachstum des jungen Haares wird die niemals verschwindende Papille allmählich wieder in die frühere Tiefe zurückgedrängt. Den Haarstengel hält Auburtin für den durch das Hinaufrücken der Papille eingestülpten bindegewebigen Haarbalg.

Die widerstreitenden oben skizzierten Ansichten der vorstehend genannten Forscher sind nun in die verschiedenen Lehrbücher und kompilatorischen Werke übergegangen. Die meisten dieser Lehrbücher lehren, daß die Papille nicht verschwindet und daß die Haarneubildung von der alten regenerierten Papille aus erfolgt. Ich will hier nur einige der bekanntesten neueren Werke anführen und deren Ansichten kurz wiedergeben:

Waldeyer (55) lehrt die Ablösung der Papille vom Haar. Während das Haar im Haarbeet verweilt, beginnt die Neubildung des Ersatzhaares von denjenigen Zellen der Wurzelscheiden aus, welche sich vom unteren Ende des Haarkolbens bis zur atrophischen Papille erstrecken, und zwar wächst der Zapfen in den alten kollabierten Haarbalg hinein, indem er die alte Papille vor sich herschiebt. Von dieser aus bildet sich dann das neue Haar in derselben Weise wie bei den Primärhaaren. Diese Ersatzbildung stelle die Regel dar; Waldeyer glaubt aber, daß sich auch neue Haarbälge und neue Papillen bilden können und zwar von der Hautoberfläche aus, wie zur fötalen Zeit, ebenso wie auch als Auswüchse der alten Haarbälge.

Böhm u. Davidoff (4) vertreten die Ansicht Stiedas, sie lehren: in der Gegend der früheren Papille entsteht durch Proliferation der äußeren Haarwurzelscheide das neue Haar mit seiner Scheide und einer bindegewebigen Papille.

Friedenthal (13) übernimmt die veraltete, sonst von allen anderen Autoren verlassene Unnasche Beethaartheorie, indem er schreibt: „Das von der Papille abgerückte Haar bewegt sich bis zu einer Stelle unterhalb der Talgdrüsen, von Unna Haarbeet

genannt, und soll hier nach der Haarbeettheorie von neuem anwachsen und an Länge zunehmen.“ Bezüglich der Haarneubildung vertritt Friedenthal die Ansicht, daß diese in der Regel unter Mitwirkung der alten Papille von dem Epithelzapfen ausgeht, welcher den Haarkolben mit der Papille beim Höherrücken des Haares verbindet. Er nimmt mit Unna und Waldeyer an, daß Zellreste auf der alten Papille zurückbleiben, von denen ein neuer Epithelzapfen gebildet wird, der die Papille von neuem überkleidet und in der Regel im alten Haarbalg ein neues Haar hervorwachsen läßt.

Stöhr (50 b) lehrt, daß innere Wurzelscheide und Kolbenhaar sich von unten nach oben bis zum Haarbeet zurückbilden und schreibt dann: „Die durch das Zugrundegehen des Haares leergewordene äußere Wurzelscheide, der „Epithelstrang“ hat sich dabei verkürzt und zieht die atrophisch gewordene in ihrer Gestalt veränderte Haarpapille mit in die Höhe, während die Schichten des bindegewebigen Haarbalges zurückbleiben und den „Haarstengel“ bilden. Nach einiger Zeit folgt eine von den Zylinderzellen des Haarbeets ausgehende Regeneration der Elemente des Epithelstranges, die sich bis auf die alte Papille herab erstreckt; neue Matrixzellen produzieren nach dem oben für die erste Haarentwicklung beschriebenen Modus ein junges Haar, das allmählich in die ursprüngliche Tiefe rückt, dann mit seiner Spitze sich neben dem Kolbenhaar, das später samt den ihm anliegenden Zellen des Haarbeetes ausfällt, in die Höhe schiebt.“

O. Hertwig (21 a) gibt in kurzen Worten eine überaus klare Zusammenstellung über die verschiedenen Arten der Haarneubildung, indem er schreibt: „Nach der Ansicht der meisten Forscher bildet sich das Ersatzhaar von derselben Papille aus, von der sich das Kolbenhaar abgelöst hat. Die durch das Emporrücken des letzteren leergewordenen Wurzelscheiden schließen sich zu einem Zellstrang zusammen und stellen über der alten Papille gewissermaßen einen neuen epithelialen Haarkeim dar, dessen über der Papille gelegene Zellen nach einiger Zeit wieder zu wuchern beginnen und eine verjüngte Haarzwiebel liefern. Durch ihre Tätigkeit entwickelt sich das Ersatzhaar genau wie das embryonale Haar, es wächst allmählich von unten nach außen empor und schiebt dabei das Kolbenhaar solange vor sich her, bis letzteres ausfällt und dem neuen Gebilde Platz macht. — Neben der Haarentwicklung von alten Anlagen aus ist noch von Götte und Kölliker ein zweiter

Bildungsmodus, den man als direkten oder primären bezeichnen könnte, beobachtet worden. Er besteht darin, daß sich auch nach der Geburt, sowohl bei dem Menschen, als bei den Säugetieren Haarkeime in derselben Weise wie beim Embryo direkt von der Keimschicht der Epidermis aus anlegen können. — Endlich kommt noch ein dritter Modus vor, den man als eine Abart des zweiten ansehen könnte. Wie bei der Ratte, der Maus, dem Schwein festgestellt wurde, entwickeln sich neue Haarkeime aus der äußeren Wurzelscheide eines schon gebildeten Haares und zwar unterhalb der Einmündung der Talgdrüse in die Haartasche. Aus dieser Bildungsweise finden die bei manchen Säugetieren vorkommenden in kleinen Gruppen zusammengeordneten Haare ihre Erklärung."

Szymonowicz-Krause (51) stellen den Haarersatz folgendermaßen dar: „Der Haarwechsel beginnt mit einer Verhornung der Haarzwiebel. Sie trennt sich von der Papille und fasert sich besenförmig auf. Das nun abgestoßene Haar, das wir als Kolbenhaar bezeichnen, entfernt sich immer mehr von seiner Papille, indem die Zellen der Wurzelscheiden wuchern, die unterhalb des Kolbenhaares zusammenklappen. Es bildet sich so zwischen Kolbenhaar und Papille ein verjüngter eingeschnürter Teil des Haarbalgs. Von der Papille und von dieser verjüngten Stelle wird durch sich vermehrende Epithelzellen das Ersatzhaar gebildet, welches bei seinem weiteren Wachstum das Kolbenhaar aus der Haut hinausdrängt."

R. Hertwig (22) läßt das neue Haar aus dem alten Balge hervorsprossen, hält es aber für zweifelhaft, ob es von der alten Papille gebildet wird.

Hesse u. Doflein (23) übernehmen in ihrem monumentalen Werk „Tierbau und Tierleben" offenbar die Stiedasche Auffassung. Sie schreiben: „Am fertigen Haar atrophiert die Papille; später entsteht durch Zellwucherungen an deren Stelle ein neuer Keim mit neuer Papille, und dieser bringt ein neues Haar hervor, wodurch das alte aus der Wurzelscheide herausgedrängt wird. Nach anderen Angaben sollen auch Nebenkeime, die sich seitlich am Haarkeim bilden, beim Haarwechsel beteiligt sein."

Ellenberger u. v. Schuhmacher lassen gleichfalls den Haarersatz von der alten Papille vor sich gehen, die sich nach anfänglicher Atrophie regenerieren soll. Sie schreiben: „Beim Haarwechsel verhornt die Haarzwiebel und löst sich von der Papille ab, indem das Haar gegen die Oberfläche geschoben wird. Dabei erhält

das Haar ein kolbiges unteres Ende (Kolbenhaar), da der hohle Bulbus sich mit Zellen ausfüllt. Dieser Kolben bleibt in der Gegend der Talgdrüsenmündung längere Zeit sitzen. (Diese Stelle, eine Ausbuchtung des Haarbalges, heißt Haarbeet); unter ihnen bilden die leeren Wurzelschichten einen dünnen Epithelstrang, an dessen Grunde die atrophisch gewordene Papille liegt. Diese ist in die Höhe gerückt, und mit ihrem alten Standort durch den bindegewebigen Haarstengel (den kollabierten bindegewebigen Haarbalg) verbunden. Noch vor Ausstoßung des alten Haares vergrößert sich die Papille wieder, und es bilden die über der Papille sitzenden Zellen, indem erstere gleichzeitig wieder in die Tiefe rückt, ein neues Haar, das sich neben dem alten emporschiebt, worauf das alte Haar endlich ausfällt."

Boas (3) lehrt in gleicher Weise wie R. Hertwig die Entstehung des neuen Haares im Boden des alten Haarbalgs. Die Frage, ob eine alte oder neue Papille bei der Haarneubildung beteiligt ist, berührt er nicht.

Eigene Untersuchungen über den Haarwechsel.

Der vorhergehende historische Abschnitt läßt zur Evidenz erkennen, daß in den Ansichten der Forscher keine Uebereinstimmung herrscht; es blieb insbesondere eine offene Frage, ob das neue Haar im alten Balge entsteht, und ob die alte Papille oder eine neue Papille den Aufbau des neuen Haares bewirkt. Meine Untersuchungen liefern, wie gleich hier vorweggenommen werden mag, den Beweis, daß beim Meerschweinchen der Modus der Entstehung an den verschiedenen Körperregionen ein verschiedener ist. Tatsächlich kommen hier beide Arten des Wiederersatzes vor, und zwar ist die von Stieda beschriebene beim Augenlid und der Schnauze die vorherrschende, während der andere Modus des Haarwechsels am ganzen übrigen Körper zu beobachten ist. Auf Grund dieser Ergebnisse besteht nach meiner Ansicht immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß beim Menschen ähnliche Verhältnisse obwalten, und daß Stieda und seine Schule die Vertreter der anderen Richtung mit Unrecht bekämpft, ebenso aber auch von diesen mit Unrecht bekämpft wird.

Figur 33 zeigt ein Haar, welches sein Wachstum abgeschlossen hat, also das dem Haarwechsel vorausgehende Stadium. Die deutlich

mit der Cutis in Zusammenhang stehende Papille hat eine spindelförmige Gestalt und erscheint im Verhältnis zum Haar kleiner als die Papille des noch nicht durchgebrochenen Haares. Im oberen Teil der Papille haben die Kerne bereits den Charakter der Bindegewebszellen verloren, sie sind oval und rundlich geworden; im unteren Teil zeigen sie unverkennbar ihre bindegewebige Abkunft, sie sind genau wie die Zellen des mit der Papille deutlich zusammenhängenden Bindegewebes spitz ausgezogen. Die Kerne der Bindegewebszellen stehen quer zur Richtung des Haarbalges, während die Papillenkerne am Rande der Papille mit ihrer Achse in gleicher Richtung wie der Haarbalg stehen. Die über dem Papillenrand gelegene Matrix, von der aus die verschiedenen Schichten des Haares gebildet werden, zeigt eine starke produktive Tätigkeit, wie aus den häufig auftretenden karyokinetischen Figuren ersichtlich ist. Diese lebhaften Zellteilungen sind übrigens in diesem Stadium nicht nur in der Matrixschicht, sondern auch in den umliegenden Zellschichten zu finden. Ueberaus deutlich tritt die inzwischen erfolgte Umbildung der Zellen der Haarcuticula zu platten kernlosen Schüppchen hervor. Am unteren Teil des Haares sind noch deutlich ihre parallel zur Längsachse des Haares gestellten Zellen zu erkennen, die ihre Kerne noch nicht verloren haben, aber die Umbildung ist um so ausgeprägter, je weiter nach oben man die Cuticula verfolgt. Diese Schüppchen sind dachziegelartig aufeinandergelagert und geben der Cuticula auf Längsschnitten ein sägezahnartiges Aussehen, welches bei Cavia ganz besonders deutlich hervortritt; der vorspringende Rand der Zähnchen ist stets nach oben gerichtet. Auch die Zellen der Scheidencuticula baben sich zu sägezahnartigen Schüppchen umgeformt, deren vorspringender Rand im Gegensatz zu den Zähnchen der Haarcuticula indessen nach unten gerichtet ist. Die Zähnchen der Haarcuticula greifen auf diese Weise sperrzahnartig in die Zähnchen der Scheidencuticula ein. Der bindegewebige Haarbalg, wie auch die Glashaut haben an Stärke zugenommen. Im übrigen sind die histologischen Verhältnisse des Follikels gegen das zuletzt beschriebene Stadium nicht erheblich verändert bis auf die Markzellen, die über ihrem Mutterboden, d. h. dem höchstgelegenen Teil der Papille, oval, weiter oben rundlich und je weiter nach der Haarspitze zu durch starke Brücken zusammenhängend, um so deutlicher differenziert und lufthaltig erscheinen. Vor dem Durchbrechen des Haares an die Hautoberfläche war zwischen den Markzellen kein Luftgehalt festzustellen;

das Eindringen der Luft mag also wohl mit dem Durchbruch in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Aber auch die Verhornung der Markzellen tritt erst auf, wenn das Haar die Oberfläche durchbrochen hat. Die Verhornung erstreckt sich niemals bis an die Papille, sondern die von den Matrixzellen des Markes neu produzierten und nachgeschobenen Zellen unterliegen erst erheblich weiter oben dem Verhornungsprozeß.

Im weiteren Verlauf fällt zunächst auf, daß die Ausbauchung des bisher in seinem unteren Teil birnenförmig gestalteten Haarbalges verloren gegangen ist (Figur 34). Die Papille erscheint zusammengedrückt und ihre rund gewordenen Zellen lassen ihre bindegewebige Abkunft nicht mehr erkennen. Die über der Papille liegende Matrix, aus der sich die verschiedenen Schichten des Haares differenzierten, hat zunächst die Produktion der inneren Wurzelscheide eingestellt und steht im Begriff, nun auch die Produktion der Cuticulae und des Haares aufzugeben. So hat sich in Figur 34 denn auch nur die innere Wurzelscheide von ihrer Bildungsstätte entfernt und ist innerhalb des Haarbalges emporgestiegen, während die Cuticulae und das Haar selbst sich von der Papille noch nicht getrennt haben. Eine Differenzierung der Matrixzellen in die aufbauenden Elemente hat offenbar aber auch hier bereits aufgehört, es zeigen sich vielmehr, von der Matrix ausgehend, lange glänzende Fasern, in deren unterem Teile die länglich gewordenen Kerne noch sichtbar sind, während sie nach oben immer undeutlicher werden und schließlich ganz verschwinden.

Bald erfolgt nun die völlige Trennung des Haares von der Papille. Durch diese Loslösung treten die oben beschriebenen Fasern deutlicher hervor und geben dem untersten Teil des Haares die charakteristische Gestalt eines Besens (Figur 35). Die Papille hat sich dabei von ihrem Standort entfernt und liegt nicht mehr am Rande des Follikels, sondern oberhalb des ersteren. Offenbar ist sie, da sie fest mit dem Haare zusammenhing, bei der Loslösung des letzteren ein Stück im Follikel emporgezogen worden. Daß dies nicht durch einen Schiefschnitt vorgetäuscht wird, sondern daß die Papille in Wahrheit ihren Standort verläßt, zeigen rein färberisch die Zellen, die sich zwischen der Papille und dem Follikelende befinden, indem sie eine dunklere Tingierung ähnlich den Papillenkernen annehmen. Dieser Befund stützt in gewisser Hinsicht die von Fritsch-Auburtin (1) aufgestellte und von Stieda (49)

bekämpfte Theorie von der Bildung des Haarstengels, über die später noch gesprochen werden soll [1]).

Was die Ausbildung der Talgdrüsen angeht, so zeigt ihre Gestalt beim extrauterinen Meerschweinchen eine erhebliche Veränderung gegen das fötale Tier. Während bei letzterem die Talgdrüsen kolbig oder halbkuglig waren, ist ihre Form beim extrauterinen Tier eine ausgesprochen traubige. Stets steht ihre Größe im umgekehrten Verhältnis zur Größe der Haare; je kleiner die Haare sind, um so stärker sind die Talgdrüsen entwickelt. Soweit die Talgdrüsen in den Untersuchungen anderer Autoren erwähnt sind, finde ich bezüglich dieses Punktes nirgends eine gegenteilige Beobachtung, mit alleiniger Ausnahme von Flatten (12) (pag. 39 l. c.), der gefunden haben will, daß bei den Schweinerassen mit der Verfeinerung des Haares die Talgdrüsen an Größe abnehmen. Für Cavia cobaya trifft jedenfalls das Gegenteil zu; so sind beispielsweise, wie meine Abbildungen zeigen, die Talgdrüsen der Haare des Augenlides und der Schnauze weitaus stärker entwickelt, als die Talgdrüsen der erheblich größeren Haare anderer Körperregionen.

Die innere Wurzelscheide hat sich noch weiter zurückgezogen; im oberen Teile des Follikels erscheint sie mit ihren Schichten noch überaus deutlich, während der untere Teil bis zum Beginn der Auf-

[1]) Ich will an dieser Stelle bemerken, daß die an sich wünschenswerte Messung mit dem Okularmikrometer unterblieben ist, welche darüber hätte Aufschluß geben können, wie weit sich die Papille in den verschiedenen Stadien von ihrem Standpunkt entfernt, wie weit sich der Haarbalg verkürzt usw. Eine solche Messung muß nämlich, wenigstens bei Cavia cobaya, unabweisbar irreführende Resultate ergeben, denn zeitlich erheblich auseinanderliegende Stadien kommen bei ein und demselben Tier nicht vor, und bei verschiedenen Tieren ist je nach Alter und Körperbau auch die Länge der Haare grundverschieden, so daß also ein Vergleich unmöglich ist. An menschlichen Haaren sind derartige Messungen von Auburtin (1), Garcia (14) u. a. vorgenommen worden, und dort waren sie möglich, weil die von diesen Autoren gemessenen Stadien sich bei ein und demselben Individuum fanden. Ich vermag nicht zu beurteilen, ob die so gefundenen Ziffern auf das Allgemeine übertragen, einen Anspruch auf Richtigkeit machen können; der Vollständigkeit halber sei hier nur erwähnt, daß Stieda (49 e) (S. 336 l. c.) sich scharf gegen die Anschauung ausspricht, daß der Haarbalg eine unveränderliche Größe sei, d. h., daß seine Länge immer dieselbe bleibe. Wörtlich schreibt er mit Bezug auf die Auburtinschen Messungen S. 339 l. c.: „Meiner Ansicht nach beweisen die Zahlen — nichts.“

faserung nur noch vereinzelte Kerne der Henleschen und Huxleyschen Schicht erkennen läßt, so daß also das eigentliche Haar in der unteren Hälfte des Follikels nur noch von der äußeren Wurzelscheide umgeben erscheint. Auch sonst ist der untere Teil des Haares von dem oberen Teile verschieden, denn Haarcuticula, Wurzelscheidencuticula und Marksubstanz sind vollständig verschwunden, so daß also der untere Teil des Haares jetzt im wesentlichen aus verhornten oder in Verhornung begriffenen Zellen der Rindensubstanz besteht. Der Raum zwischen der besenartigen Auffaserung und der Papille ist mit großkernigen hellen Zellen ausgefüllt.

Die äußere Wurzelscheide zeigt in Höhe der Auffaserung eine zunächst noch schwache, aber doch immerhin deutliche Einknickung. Der Grund für die so entstehende Verschmälerung des Haarbalgs an dieser Stelle ist wohl darin zu suchen, daß durch die Trennung der Papille vom Haar die Querspannung in dem Follikel an dieser Stelle nachgelassen hat, so daß mechanisch eine Zusammenziehung der umgebenden Schichten erfolgen muß. Je mehr nun die Entfernung zwischen dem Kolben und der Papille sich vergrößert, um so deutlicher wird naturgemäß dieses Zusammenfallen der äußeren Wurzelscheide, wie Figuren 36 und 37 dies veranschaulichen. In welcher Weise diese Entfernung eine größere wird, darüber gehen die Meinungen auseinander. Daß die Papille ihren Standort verläßt, und innerhalb des Haarbalges emporsteigt, darüber herrscht bei den neueren Autoren — die nicht überhaupt, wie Stieda (49), Feiertag (10), Redtel (38) u. a., ein gänzliches Verschwinden der Papille lehren — entgegen der Meinung Wertheims (56), der die Unveränderlichkeit des Papillenstandorts behauptete, nur eine Ansicht, wenn auch manche festgestellt haben wollen, daß die Papille nur ganz wenig, etwa um ihre eigene Länge emporsteigt [Auburtin (1)]. Meinungsverschiedenheiten herrschen aber darüber, ob das Kolbenhaar sich durch Atrophie verkürzt, oder ob durch die Vermehrung der Elemente innerhalb des hinter dem Kolbenhaar zurückbleibenden Zellstranges dasselbe in die Höhe getrieben wird [Garcia (14)], oder aber, ob der bindegewebige Haarbalg, sei es durch die in ihm enthaltenen Muskelfasern, sei es durch den Druck der umgebenden Gewebe, auf den zurückbleibenden Strang zusammenpressend wirkt und so mittelbar den Kolben in die Höhe treibt [Kölliker (26 a), v. Ebner (8), Wertheim (56) u. a.].

Um zunächst darauf einzugehen, ob die Papille stets nur wenig ihre Lage verändert [Auburtin (1)], so genügt ein Blick auf die in dem Stöhrschen Lehrbuch (50c) abgebildete Figur 320 (pag. 372 l. c), um die Unrichtigkeit dieser Annahme zu erkennen. Allerdings habe ich feststellen können, daß der Grad dieses Emporrückens in den verschiedenen Körperregionen verschieden ist. Daß die von Stöhr (50c) in das Lehrbuch aufgenommenen, nach Präparaten aus der menschlichen Haut gezeichneten Bilder nicht schematisiert sind, sondern den tatsächlichen Verhältnissen genau entsprechen, beweisen mir Bilder, die ich bei Cavia cobaya oft angetroffen habe; ich verweise auf meine Figur 38, die den Stöhrschen Befund durchaus stützt. Anders steht es um die Frage, ob der Kolben sich von unten aus durch Atrophie verkürzt, oder aber, ob er durch mechanische Kräfte in die Höhe getrieben wird. Daß eine am unteren Kolbenende einsetzende Atrophie des Haares stattfindet, erscheint mir das Wahrscheinlichere, denn die oben beschriebene besenartige Auffaserung atrophiert unzweifelhaft bis — um den Vergleich beizubehalten — zum Stiel des Besens. Nur in ganz vereinzelten Fällen bleiben Reste der besenartigen Fasern noch bis in das letzte Stadium erhalten; in den weitaus meisten Fällen gehen sie durch Atrophie zugrunde. Ob das auf diese Weise entstehende kolbige Gebilde sich weiter durch Atrophie verkürzt oder aber durch mechanische Kräfte emporgetrieben wird, läßt sich mit Sicherheit nicht feststellen. Die letztere Anschauung hat manche Wahrscheinlichkeit für sich, wenn man die durch Kompression in ihrer Form veränderten Zellen des Stranges betrachtet. Daß das untere Kolbenende der Oberfläche im weiteren Verlauf immer näher rückt, kann nicht wohl bestritten werden, und es ist anzunehmen, daß die hinter dem Kolbenende zunehmende Retraktion des Balges hierbei eine Rolle spielt. Eine Vermehrung der hinter dem Kolben zurückbleibenden Zellen, wenn eine solche überhaupt stattfindet — ich habe Mitosen in diesem Stadium trotz eifrigsten Suchens niemals feststellen können —, kann eine so große mechanische Wirkung meines Erachtens nicht hervorbringen.

Figur 36 zeigt einen solchen Kolben, dessen unteres Ende noch nicht völlig abgerundet ist, sondern noch Reste der besenartigen Auffaserung aufweist. Die sehr stark entwickelte Glashaut, welche zugleich mit der Papille emporrückt und auf diese Weise kürzer und dicker geworden ist, hat den Epithelstrang zwischen Kolben und

Papille stärker komprimiert, der durch das Verschwinden des starren Kolbens und durch Gewebeabnahme keinen genügenden Widerstand mehr leisten kann; die Zellen des Stranges sind durch diesen von beiden Seiten erfolgenden Druck gezwungen, sich mit ihrer Längsaxe mehr parallel zur Längsaxe des Haares zu stellen. Ich bin mit Unna (53a) der Meinung, daß die Verdickung der Glashaut ihre Erklärung in ihrer Verkürzung findet. Oberhalb des unteren Kolbenendes ist die Insertionsstelle des Muc. arrector pili sichtbar. Der Kolben selbst zeigt in seinem unteren Drittel noch Reste der inneren Wurzelscheide. Die Papillenkerne haben keinen ausgesprochen bindegewebigen Charakter mehr, nur nehmen sie Farbstoffe begieriger auf als andere Zellen des Haarbalgs. Im übrigen ist die Papille infolge der Retraktion der Glashaut im Follikel weiter emporgestiegen. Hinter ihr fällt der bindegewebige Haarbalg infolge der nachlassenden Spannung zusammen. Es entsteht so ein Gebilde, das, unmittelbar unter der Papille kelchartig erweitert, nach unten zu immer schmaler wird und das zuerst von Wertheim (56) beschrieben worden ist. Da dieser Autor aber, wie bereits erwähnt, behauptete, daß die Papille ihren Standort nicht verläßt, so suchte er dieses Gebilde als einen stengelähnlichen Fortsatz des Haarbalges zu erklären. Wenn auch diese Theorie später widerlegt wurde, so haben sich doch die von Wertheim (56) in die Literatur eingeführten Bezeichnungen „Haarkelch“ und „Haarstengel“ erhalten. Stieda (49), der nicht nur ein Emporsteigen der Papille bestreitet, sondern vielmehr in allen Fällen ihr Verschwinden behauptet, muß natürlich zur Ablehnung des ganzen Gebildes kommen. Da das Vorhandensein des Haarstengels aber nicht zu bestreiten ist, so kommt er, in dem Bestreben, dieses Gebilde in seine Theorie einzufügen, in seiner neuesten Schrift „Untersuchungen über die Haare des Menschen“ zu der eigenartigen Erklärung, es handle sich hier lediglich um ein Bindegewebsbündel mit Blutgefäßen, die dem Haarkeim Nahrungsstoffe zuführen sollen. Ich muß weiter unten auf das Gebilde des Haarstengels nochmals eingehen und will hier nur hervorheben, daß Stieda gar keinen Versuch macht, zu erklären, woher denn plötzlich dieses vorher nicht sichtbare Bündel in so ausgeprägter Form auftaucht. Daß in die Papille Gefäße einmünden, ist unbestreitbar und durch Injektionspräparate leicht nachzuweisen (Figur 39), wir haben eben, wie Waldeyer (55) sagt: „im Haarbalg mit seiner Papille den das Haar tragenden, stützenden und

ernährenden Apparat vor uns". Den Haarstengel aber lediglich als Bindegewebsbündel mit Blutgefäßen anzusprechen, ist aus verschiedenen Gründen unmöglich. Der Haarstengel verläuft, im Gegensatz zu den Blutgefäßen, in der verlängerten Richtung des Haarbalgs; zeigt er eine etwas abweichende Richtung, so ist diese hervorgebracht durch den zu geringen Widerstand, den der weiche, der stützenden Papille beraubte, zusammengefallene bindegewebige Haarbalg dem herandrängenden Bindegewebe entgegenzusetzen vermag. Wenn an der Stelle des Eintrittes in die Papille Blutgefäße und Haarstengel übereinander liegen, so kann es freilich manchmal so aussehen, als wenn an dieser Stelle die Blutgefäße im Haarstengel verlaufen; verfolgt man aber die beiden Gebilde weiter nach unten, so ist in jedem Fall ihr getrennter Verlauf festzustellen. Aber noch ein anderes Argument spricht gegen die Stieda sche Ansicht: In frühen Embryonalstadien sind doch auch bereits die die Papille ernährenden Blutgefäße vorhanden; niemals aber ist hier ein dem „Haarstengel" ähnliches Gebilde anzutreffen, sondern dieses kommt eben nur bei Haarwechselbildern vor.

Von anderer Seite wird in der neueren Literatur nicht betritten, daß das Gebilde des Haarstengels auf das Emporsteigen der Papille zurückzuführen ist. Allerdings stellt Auburtin (1) (pag. 482 l. c) die Behauptung auf, daß der Haarstengel nicht nur durch ein Zusammenfallen des bindegewebigen Haarbalgs zustandekomme, sondern daß die Papille den ihr anhaftenden Teil des Balges mit sich nehme und so den ganzen Balg einstülpe, da sie ja mit dem Bindegewebe fest zusammenhänge. Unzweifelhaft finden sich Bilder, welche diese Ansicht stützen könnten (Figur 35 u. a.), aber es scheint mir doch, daß diese Verbindung der Papille mit dem Bindegewebe nur noch im allerfrühesten Stadium des Emporsteigens der Papille besteht und daß mit dem weiteren Hinaufrücken auch eine Lösung der Papille von dem darunterliegenden Bindegewebe erfolgt, denn sonst müßten doch einmal entsprechende Bilder anzutreffen sein, und vor allen Dingen müßte auch der Haarstengel ein kompakteres Aussehen haben, als er es tatsächlich besitzt.

Besonders deutlich veranschaulicht Figur 38 diese Verhältnisse. Die Papille hat sich bereits von ihrem ursprünglichen Standort entfernt, und ist dabei immer undeutlicher geworden. Glashaut und bindegewebiger Haarbalg erscheinen enorm verdickt, und der durch sie in axialer Richtung wirkende Druck hat die Kerne in dem zwischen

Haarkolben und Papille befindlichen Epithelstrang mit ihrer Längsaxe parallel zum Haarbalg orientiert. Der Haarstengel ist hier bereits viel ausgeprägter und länger als in Figur 36, und die innere Wurzelscheide hat sich bereits bis zur Ansatzstelle des Arrectors verkürzt.

Das nächste Stadium veranschaulicht Figur 40. Hier hat, wie die Länge des Haarstengels beweist, die Papille bereits einen sehr hohen Stand erreicht. Der Weg, den sie beim Emporrücken genommen hat, wird durch die parallel zur Haarbalgaxe orientierten Kerne und Fasern des Haarstengels deutlich veranschaulicht. Nach meinen Beobachtungen ist dieses das Stadium, in welchem der Haarstengel am längsten erscheint. Seine kürzere Gestalt in späteren Stadien ist wohl so zu erklären, daß seine Zellen teilweise allmählich von dem umgebenden Bindegewebe aufgenommen werden. Diese Annahme wird gestützt durch Bilder, in denen das Bindegewebe an der Stelle des vorhanden gewesenen Haarstengels besonders dicht erscheint. Der Kolben endet hier nach unten abgerundet, die besenartigen Fasern sind durch Atrophie vollständig verschwunden. Auch die innere Wurzelscheide, die in Fig. 36 im oberen Teil des Kolbens noch deutlich bis zum Arrector reichte und den Kolben manschettenartig umgab, ist vollständig zugrunde gegangen und nur noch an Kernresten im unteren Kolbenteil erkennbar.

Im weiteren Verlauf verkürzt sich nun der Kolben immer mehr, bis er in die Höhe der Ansatzstelle des M. arrector gelangt (Figur 41); hier, an der Stelle des früheren Wulstes bleibt er stehen. In dem Epithelstrang, zwischen dem abgerundeten Kolbenende und der Papille haben die Zellkerne ihre längliche Gestalt verloren, sie sind runder geworden und zeigen eine regelmäßigere Anordnung. Unmittelbar unter dem Kolbenende stehen sie etwas dichter als in dem aufgehellten mittleren und dem unteren Ende des Epithelstrangs. Ist der Kolben bis zu dieser Stelle verkürzt, so hat auch die Papille ihren höchsten Stand erreicht. Nun aber setzt eine deutliche Regeneration innerhalb des Stranges ein, die offenbar von den Zellen ausgeht, welche den Kolben am unteren Ende in dichterer Anordnung umgeben. Die Zellen des Epithelstrangs haben sich erheblich vermehrt und üben dadurch auf die Papille, die dem Abwärtswuchern des Stranges einen Widerstand entgegensetzt, einen anscheinend sehr starken Druck aus (Figur 42). Durch diesen Druck plattet sich die Papille zunächst ab; da aber der Druck immer stärker wird, so wird sie schließlich gezwungen, wieder nach abwärts zu wandern.

Die Zellkerne des Zylinders, welche bisher rundlich waren, zeigen nunmehr infolge des Druckes, dem sie durch die innerhalb des Zylinders erfolgende Zellvermehrung einerseits und durch die Widerstand leistende Papille andererseits ausgesetzt sind, jetzt eine ovale Gestalt und zwar sind sie unmittelbar unter dem Kolbenende, wo die Vegetation und der Druck am stärksten sind, mit ihrer Längsaxe quer zur Richtung des Haarbalgs orientiert, während ihre Stellung im unteren Teil des Zylinders noch nicht regelmäßig hervortritt. An den Seiten hat sich der Strang mit einer deutlichen Zylinderzellenschicht umkleidet, deren Kerne rechtwinklig zur Haarbalgaxe angeordnet sind, Diese Zylinderzellenschicht wuchert vom Kolbenlager nach abwärts, und da die breiter gewordene Papille, deren Elemente sich vermehrt haben, einem weiteren Abwärtswuchern entgegensteht, so umwächst die Zylinderzellenschicht kappenförmig den oberen Rand der Papille, und zwar stehen an dieser Randpartie die Kerne mit ihrer Axe parallel zur Richtung des Follikels in meilerförmiger Anordnung. In Figur 42 ist die Zylinderzellenschicht von der Ansatzstelle des Arrectors (dem Unnaschen Haarbeet) bis zur Papille abwärts gewuchert und überkleidet in der eben beschriebenen Weise den oberen Papillenrand; auf der dem Arrector gegenüberliegenden Seite ist die Stellung der Kerne noch nicht ausgesprochen rechtwinklig zur Haarbalgaxe, aber ein Bestreben nach Anordnung in dieser Richtung ist hier gleichfalls bereits erkennbar. Zwischen der Papille und dem durch ihren Widerstand eingebuchteten Epithelzylinder tritt jetzt wieder der charakteristische kleine Spalt auf, über den im ersten Teil dieser Arbeit pag. 239 gesprochen wurde. Der Weg, den die Papille nimmt, wenn sie durch den sich regenerierenden Strang hinabgedrückt wird, ist derselbe Weg, in welchem sie nach aufwärts gestiegen war, so daß also der alte zusammengefallene Haarbalg wieder wegsam wird (Figur 43). Auf diese Weise verkürzt sich auch der Haarstengel allmählich wieder immer mehr bis zu seinem völligen Verschwinden, indem er dem nach abwärts wachsenden Haarbalge das Material zum Aufbau der Ring- und Längsfaserschicht liefert.

Es scheint mir zweckmäßig, an diesem Abschnitt die fortlaufende Darstellung des Haarwechsels zu unterbrechen, um hier auf die viel bekämpfte Theorie Stiedas (49) einzugehen. Stieda hat, wie in dem historischen Teile des Näheren ausgeführt ist, in verschiedenen Arbeiten bis in die neueste Zeit die Ansicht vertreten,

daß die Papille vor Bildung des Haarkolbens gänzlich durch Atrophie zugrunde gehe, und daß für jedes neue Haar auch eine neue Papille gebildet werde. Ein Epithelstrang zwischen dem sich verkürzenden Kolben und der Papille könne infolgedessen auch nicht zurückbleiben, dieses Gebilde sei von den bisherigen Autoren richtig gesehen, aber falsch gedeutet, es sei vielmehr aufzufassen als der Keim eines neuen Haares, welches von den Zellen der den verkürzten Haarkolben umgebenden äußeren Haarscheide ausgehe und der als Haarzapfen bezeichneten Entwicklungsstufe des embryonalen Haares entspreche. Leider hat Stieda es unterlassen, bei den Abbildungen seiner ersten größeren Arbeit (49a), welche den späteren Schriften zugrunde liegt, zu erwähnen, welchen Körperregionen die Schnitte entnommen sind. Seine letzte umfangreiche 1910 erschienene Arbeit (49e) bringt lediglich Zeichnungen von Haaren aus Lippe und Augenlidern des Menschen. Wenn nun auch bei einer vergleichenden Untersuchung am Tier die Befunde nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen werden können, so glaubte ich doch meine Aufmerksamkeit darauf richten zu sollen, ob vielleicht an den verschiedenen Körpergegenden der Modus der Haarneubildung ein verschiedener ist. Hierbei habe ich die überraschende Feststellung machen können, daß sich an Augenlidern und Schnauze vom Meerschweinchen zahllose Bilder finden, welche die Stiedasche Theorie in überzeugender Weise stützen, während andere Körperpartien wie Stirn, Schädel, Rücken, Bauch usw. lediglich den vorstehend beschriebenen Modus erkennen lassen. Da nun die Verschiedenheit der sich gegenüberstehenden Ansichten lediglich beschränkt ist auf die Zeit, innerhalb deren das fertige durchgebrochene Haar Vorbereitungen zum Haarwechsel trifft bis zu der Zeit, in der eine Papille da ist, von der aus die Haarneubildung erfolgt, so will ich an dieser Stelle die Beschreibung des anderen Modus einschalten, die im wesentlichen den von Stieda behaupteten Befund bestätigt. Ist nämlich das Stadium erreicht, in welchem eine Papille vorhanden ist, auf der das neue Haar sich bilden kann, so ist die dann folgende Weiterentwicklung die gleiche und die Feststellung, ob die Papille nach dem einen oder anderen Modus gebildet wurde, ist in späteren Stadien kaum noch möglich.

Figur 44 zeigt einen Follikel, bei welchem die Papille durch Atrophie vollständig verschwunden ist. Der Kolben hat seine besenartige Auffaserung fast ganz verloren. Die innere Wurzelscheide

ist bereits verschwunden bis auf einzelne langgestreckte, parallel zur Längsaxe des Haares gestellte Kerne. Die äußere Wurzelscheide, die ja eine einfache Fortsetzung der Epidermis ist, zeigt deutlich hier auch im unteren Teil die leicht unterscheidbaren Schichten des Stratum cylindricum und des Stratum intermedium. Die Glashaut ist besonders am unteren Teil des Haarbalgs überaus stark entwickelt, ebenso wie die beiden Faserschichten des bindegewebigen Haarbalgs, welche die bereits beschriebene Anordnung der Kerne zeigen. Im weiteren Verlauf verkürzt sich nun der Kolben immer mehr. Figur 45 stellt zwei solche noch weiter verkürzte, im Schnitt nebeneinander liegende Kolbenbilder in verschiedener Länge dar. Beide Kolbenhaare sind noch von Zellschichten in ähnlicher Anordnung und Stärke wie in Figur 44 umgeben. Eine stärkere Zellenanhäufung ist am Boden des Follikels zwischen Haarkolben und Haarbalg zu erkennen; diese Zellenanhäufung spricht Stieda mit Recht als Rest des früheren Keimlagers an, von der die später erfolgende Bildung des neuen Haares ausgeht.

Figur 46 zeigt eine deutliche Proliferation von Zellen am unteren Follikelende. Der Haarkolben ist von der aus Zylinderzellen bestehenden Matrixschicht umgeben, deren Kerne, besonders an dem unten abgerundeten Ende des Haarkolbens, mit ihrem Längsdurchmesser rechtwinklig gegen den letzteren orientiert erscheinen. Der Proliferationsstrang ist in seinem Durchmesser schmaler als der etwas bauchige Teil des Follikels, in welchem der Haarkolben steckt. Nicht immer wächst der neue Haarkeim in der Verlängerung der Follikelaxe nach abwärts, sondern häufig geht dieser Fortsatz seitlich vom Grunde des Follikels ab und wächst dann in dieser Richtung weiter in das Corium hinab. Für die seitliche Richtung, die der unterhalb des Haarkolbens liegende Follikelteil oft einschlägt, sind von den verschiedenen Autoren verschiedene Erklärungen gegeben worden. So schreibt Unna (53): „Der Fortsatz dringt beliebig in die Cutis ein, wo der Widerstand am geringsten ist und schafft sich einen neuen unteren Balgteil.“ v. Ebner sagt: „Daß dieselbe (die Schiefstellung) durch asymmetrischen Zug der aus der Pars reticularis Corii in die Papillarschicht aufsteigenden Bindegewebsbündel bei Verschiebungen der Haut entstehen kann, wird man begreiflich finden, wenn man bedenkt, daß der weiche zusammengefallene Balgteil jedem Drucke und Zuge nachgibt, während der starre Haarkolben Widerstand leistet.“ Nach Garcia

(14) ist die seitliche Lagerung des Fortsatzes vielleicht bedingt durch einen Zug des Arrectors, sowie durch die stärkere Produktivität der äußeren Wurzelscheide an der Seite des Arrectors. Diese bedeutendere Wucherung macht sich in Form von Wülsten und Falten geltend, welche an Längsschnitten als seitliche Fortsätze erscheinen und welche den epithelialen Zylinder nach der Seite schieben. Erwähnt sei auch noch die etwas umständliche Erklärung von A u b u r t i n (1). Dieser Autor findet den Strang in der Weise gebogen, daß „die konvexe Seite dahin zu liegen kommt, wohin die Verschiebung stattgefunden. Für diese Verschiebung kann es nur folgende Erklärung geben. Wenn nämlich, was man an dem Vorhandensein von Kernteilungsfiguren erkennt, die Zylinderzellen des Stranges sich vermehren, so wird der Strang das Bestreben haben, den Kolben empor- oder die Papille herabzudrängen. Dazu ist aber nicht genügend Kraft vorhanden. Nun schneiden sich aber die Axen von Haar und Strang stets unter einem allerdings sehr stumpfen Winkel. Diejenigen Zellen nun, welche an der Innenseite dieses Winkels liegen, sind durch den unmittelbar über ihnen liegenden Kolben in ihrer Entwicklung sehr beschränkt, werden also bei einer weiteren Vermehrung bewirken, daß der Strang sich biegt, und zwar nach der anderen Seite, wo der Widerstand geringer ist. Dadurch werden die Axen von Haar und Strang etwas verschoben."

Nach meiner Meinung bedarf es einer so umständlichen Erklärung für einen so einfachen Vorgang gar nicht, und die Ansicht v. E b n e r s (8) trifft durchaus den Kern der Sache. Daß die jungen Zellen des Fortsatzes dem Druck des umgebenden Bindegewebes nicht in dem Maße standhalten können, wie der alte noch dazu durch den Kolben gestützte Teil des Follikels, ist ohne weiteres einleuchtend, und dadurch ist die seitliche Lagerung des Fortsatzes hinreichend erklärt.

Im übrigen verlaufen die sich bei dem Hinabwachsen des Fortsatzes in dem neuen Haarkeim abspielenden Vorgänge genau analog den Vorgängen im embryonalen Haarzapfen, die im ersten Teil dieser Arbeit (pag. 235 ff.) eingehend beschrieben worden sind. Diese Analogie geht sogar soweit, daß auch hier erhebliche zeitliche Schwankungen im Auftreten der Papille festzustellen sind. Häufig wuchert der neue Keim ein erhebliches Stück in das Corium hinein, bis er auf einen Widerstand in Gestalt sich anhäufender Bindegewebskerne trifft, welche die spätere Papille formen, in anderen

Fällen wiederum geschieht die Papillenanlage früher, so daß der Strang dann verhältnismäßig kurz erscheint.

v. Ebner (8), der sich als erster eingehend mit der Widerlegung der Stiedaschen (49a) Untersuchungen beschäftigt hat, behauptet, daß dieser Strang der zusammengefallene Teil des alten Haarbalgs sei, der sich wie ein nach abwärts gewucherter Fortsatz ausnehme. Er fährt wörtlich fort (pag. 382. 1. c.): „Wäre Stiedas Darstellung richtig, so müßten sich Kolbenhaare finden, die in einem unterhalb des Kolbens abgerundeten und bis dahin gleich weiten Haarbalge stecken, der keine Spur einer Papille trägt. In der Tat bildet Stieda einen solchen Haarbalg in seiner Figur 2a ab. Ich habe aber die gegründete Vermutung, daß dieses Bild auf einer Täuschung beruht. Häufig steht nämlich, wie dies Stieda selbst in seiner Figur 9 zeichnet, das, was ich als atrophischen Balgteil mit der Papille betrachte, schief zur Richtung des darüber liegenden Kolbenhaares. . . . . . An etwas dünnen senkrechten Schnitten kann es nun leicht geschehen, daß das Kolbenhaar in einem unten scheinbar gleichmäßig abgerundeten Balge steckt, weil der schief abgehende zusammengefallene Balgteil abgeschnitten wurde. So erkläre ich mir die in der Frage scheinbar entscheidende Figur 2a Stiedas.“

Diese Auffassung v. Ebners wird durch meine Untersuchungen in allen Punkten widerlegt. In der Tat finden sich Kolbenhaare, „die in einem unterhalb des Kolbens abgerundeten und bis dahin gleich weiten Haarbalge stecken, der keine Spur einer Papille trägt“ — ein Blick auf meine Figur 44 zeigt dies zur Genüge. Die Glashaut, ebenso der bindegewebige Haarbalg um das untere Follikelende herum sind hier so deutlich ausgebildet, daß wohl nicht behauptet werden kann, der Haarbalg habe noch einen schräg gestellten Fortsatz, der nicht in den Schnitt gefallen sei — abgesehen davon, daß ja ein solcher Fortsatz dann auf einem der Nebenschnitte erscheinen müßte. Wer vollends solche Bilder sieht, wie ich eins in meiner Figur 47 abbilde, der kann auch nicht einen Augenblick im Zweifel sein, daß es sich hier um einen neuen Haarkeim handelt, der von den produktiven Zellen seinen Ursprung nimmt, welche den Kolben an seinem unteren Ende umgeben. Schon allein die sich nach embryonalem Modus anlegende junge Papille dieses Bildes zeigt unabweisbar die Richtigkeit der Stiedaschen Beobachtung, dessen scheinbar

etwas schematisierte Abbildungen, wie allerdings zugegeben werden muß, freilich noch einigen Zweifeln Raum lassen könnten.

Die Ansicht v. Ebners (8), die Stiedaschen Befunde so zu erklären, daß der schräg gestellte Fortsatz durch den Schnitt nicht getroffen worden sei, ist dann hauptsächlich von Garcia (14) (pag. 187 l. c) übernommen worden, der lediglich menschliche Kopfhaut untersuchte und die von Stieda gesehenen Bilder dort nicht fand. Was Auburtin (1) angeht, der gleichfalls die von Stieda (49e) beschriebene Art von Wiederersatz nicht finden konnte (pag. 477/78 l. c), so bin ich vollkommen der Meinung Stiedas, daß die von Auburtin gebrachte Figur 12 die Richtigkeit der Stiedaschen Beobachtung erweist, denn die von Auburtin in dieser Figur gezeichneten seitlichen Fortsätze sind unzweifelhaft neue Keime. Ich verweise auf die diesbezüglichen Ausführungen in der letzten Stiedaschen Arbeit (49e) (pag. 333 l. c.).

Ist die Papillenanlage nach embryonalem Modus erfolgt, so geht auch die weitere Entwicklung genau wie im embryonalen Haarzapfen weiter. Der zunächst unten abgeflachte Zapfen (Figur 47) erfährt durch den Widerstand der Papille eine Eindellung, und so ist das Stadium erreicht, bei welchem die Beschreibung der anderen Art des Haarersatzes vorhin abgebrochen wurde. Von nun an sind in beiden Fällen die beim weiteren Verlauf des Haarersatzes sich abspielenden Vorgänge wieder die gleichen.

Es ist mir leider nicht möglich gewesen, zu ergründen, welche Ursachen es sind, die auf die Art des Haarersatzes Einfluß haben. Für die naheliegende Annahme, die Jahreszeit hiermit in Verbindung zu bringen, ergaben meine auf diesen Punkt besonders gerichteten Untersuchungen keinerlei Anhalt, und ebenso darf es als ausgeschlossen gelten, daß etwa der erste auf das Fötalstadium folgende Haarersatz nach dem einen und der spätere Haarwechsel nach dem anderen Modus stattfindet. Erwähnenswert scheint mir indessen der Umstand, daß ich einen neuen vom Kolbenlager abgehenden Fortsatz nur an Haaren angetroffen habe, die keinen M. arrector pili besaßen, bis zu dessen Ansatzstelle sich, wie oben ausgeführt, das Kolbenhaar bei dem erstbeschriebenen Modus des Haarersatzes verkürzt. Die Folgerung läge vielleicht nahe, daß nur an denjenigen Körperpartien, deren Haare keinen Arrector besitzen, wie Cilien, Vibrissae usw., die von Stieda (49) behauptete Art des Haarersatzes vor sich gehe. Ich habe indessen, wenn auch nur zweimal, in der vorderen

Rückengegend Bilder angetroffen, die ich nur als nach diesem Modus entstanden zu erklären vermag, wobei ich allerdings hinzufügen will, daß auch diese beiden Haare einen Arrector nicht hatten. Nicht unterlassen möchte ich es, hierbei zu erwähnen, daß kein einziges der Bilder, welche Stieda (49a und e) seiner Arbeit beigegeben hat, einen Arrector zeigt.

Eine Klärung der Frage, ob ein Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein des Arrectors und der Art des Haarersatzes besteht, wird sich wohl nur durch vergleichende Untersuchungen an anderen Tieren erreichen lassen.

Der eingedellte Zapfen umgreift nun die seinem weiteren Abwärtswuchern entgegenstehende Papille immer mehr, und auf diese Weise bildet sich, genau wie im embryonalen Haarzapfen, ein die Papille immer mehr umfassender Bulbus. Innerhalb des Zapfens gruppieren sich die Zellen immer regelmäßiger und zwar in genau derselben Weise, wie dies bei der embryonalen Haarentwicklung beschrieben worden ist (Figur 48 cf. auch Figur 11 ff.), indem sie, mit der Matrixplatte als Basis, den Haarkegel, die Anlage des neuen Haares, bilden. Um nicht Bekanntes zu wiederholen, sei hier auf den ersten Teil dieser Arbeit (pag. 239 ff.) verwiesen. Das alte Haar steht mit seinem unteren Ende in einer Ausbauchung, der Gegend des früheren Wulstes. Diese Ausbuchtung hat aber nicht mehr das Aussehen des Wulstes, der sich am Primärhaar als knopfförmige Erhebung darstellte, sondern ihre Gestalt wird beeinflußt durch den innerhalb der weichen Zellen stehenden starren Haarkolben und auch wohl durch den Zug des M. arrector pili, der an dieser Stelle ansetzt. Die Papille hat durch die fortschreitende zangenförmige Umgreifung der Bulbusränder wieder ihre ursprüngliche längliche Gestalt erhalten. Sehr deutlich markiert sich von nun ab wieder der bindegewebige Haarbalg. Die innere der beiden Schichten, die Ringfaserschicht, zeigt eine große Anzahl meist stäbchenförmiger Zellkerne, die, nach unten um den Haarbalgrand bis an den Papillenhals verlaufend, mit der Papille in Verbindung stehen (vgl. Figur 49); auch färberisch hebt sich die Ringfaserschicht bei Gieson-Färbung durch intensiveres Festhalten des Fuchsins von der nach außen von ihr liegenden Längsfaserschicht ab. Diese letztere erscheint in ihrer Struktur nicht so deutlich wie die Ringfaserschicht; sie zeigt einen erheblich geringeren Kernreichtum und zieht sich um den Papillenhals herum, auf diese Weise den ganzen Haarbalg umschließend. In Höhe des oberen

Drittels des Follikels verliert sich die scharfe Sonderung der Schichten immer mehr, und oberhalb des M. arrector pili ist eine Unterscheidung in Ring- und Längsfaserschicht meist überhaupt nicht mehr möglich.

Figur 49 läßt die im Haarkegel vorgegangenen Veränderungen erkennen, und das junge Haar tritt hier bereits in allen seinen Teilen deutlich hervor. Zunächst haben die am äußersten Rande der Matrixplatte, also ihre am tiefsten gelegenen Zellen, die innere Wurzelscheide des jungen Haares gebildet; diese ist hier bereits verhornt, und die Henlesche, wie auch die Huxleysche Schicht erscheinen hier schon differenziert. Am eigentlichen Haar sind die später verschwindenden langen spindelförmigen Zellkerne der den Hauptteil der Haarsubstanz ausmachenden Rindenschicht erkennbar. Deutlich tritt hier zutage, daß diese Rindenzellen Abkömmlinge der am höchsten auf der Matrixplatte gelegenen Zellen sind. Markzellen sind noch nicht zu erkennen; sie bilden sich erst, wenn der Verhornungsprozeß der Cuticulae und der Rindenschicht weiter vorgeschritten ist. Das Haar hat mit seinen Scheiden die verhornte Kegelspitze erreicht, und diese steht bereits höher als das untere Ende des alten Haarkolbens. Zwischen den Zellen der Zylinderzellenschicht sieht man in diesem Stadium besonders stark ausgeprägt die bereits von Auburtin (1) (pag. 483 l. c.) erwähnten eigentümlichen langen Zellen mit ihren langgestreckten tiefschwarz gefärbten Kernen. Diese Zellen treten in regelmäßigen Abständen auf und sind nach Fritsch (zitiert nach Auburtin (1), da eine diesbezügliche Arbeit von Fritsch nicht vorliegt), als die Folge eines einseitigen Chromatinniederschlages durch die Fixierungsflüssigkeit anzusehen. Ich selbst habe für diese Gebilde, die ich in den Arbeiten anderer Autoren nirgends beschrieben oder abgebildet finde, keine Erklärung; gerade die von Auburtin betonte Regelmäßigkeit der Abstände dieser Zellen von einander scheint mir aber immerhin einen Zweifel an der von Fritsch gegebenen Deutung zuzulassen. Hervorzuheben wäre noch, daß die um den Haarkolben gruppierten alten, halbverhornten Zellen sich in diesem Stadium bei Nachfärbung mit van Giesonscher Lösung färberisch von den anderen Zellen der äußeren Wurzelscheide noch schärfer abheben, als in den früheren Stadien.

Je nach der Richtung des unteren Teiles des Follikels schiebt sich das junge Haar entweder an dem alten Kolbenhaar vorbei und wächst neben diesem weiter hinauf, bis es die Oberfläche erreicht

(Figur 50 und 51), oder aber es trifft auf das untere Ende des Kolbens, den es so aus dem Balge hinaustreiben hilft. Der letztere Fall ist verhältnismäßig selten. Häufiger sind die Bilder, in denen das reife Kolbenhaar und das noch wachsende neue Haar zusammen an die Oberfläche treten, denn meist ist der unterhalb des Kolbens befindliche Teil des Follikels, wie bereits an früherer Stelle erwähnt, gegen den oberen Teil etwas geneigt, so daß das junge Haar an dem alten Haar vorbeiwachsen kann. Die Ausstoßung des alten Haares erfolgt in diesem Fall anscheinend durch Lockerung des Kolbens in dem ihn umgebenden alten Zellenlager, das den jungen, von der Matrixplatte hinaufdrängenden Zellen keinen hinreichenden Widerstand mehr entgegenzusetzen vermag. Aehnlich dürfte sich auch Garcia (14) bereits diesen Vorgang der Austreibung des alten Haares vorgestellt haben, wenn er schreibt, der Umstand, daß keine Spuren einer Haarwurzel zurückbleiben, könne als Beweis gelten, „daß diese Entfernung des alten Haares nur durch innere Einflüsse der benachbarten Gewebe bewerkstelligt wird".

An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß die von mir bei der Entwicklung des Primärhaares beobachtete Kappenbildung in der Epidermis (vgl. S. 243 und 254 ff.) bei Ersatzhaaren niemals anzutreffen ist. Auch die dort beschriebene Umbiegung des Haares vor dem Durchbruch unterhalb des Stratum corneum kommt bei Ersatzhaaren niemals vor. Der Grund hierfür ist leicht ersichtlich: Nachdem die Hornschicht erst einmal durchbrochen ist, kann sie sich nicht mehr über die Oberfläche hinwegziehen, sondern ihre auseinandergerissenen Teile senken sich, an der Seite des durchbrochenen Haares verlaufend, ein Stück nach unten ein. Durch den so entstehenden klaffenden Spalt ist der Weg für das Ersatzhaar geebnet, und dieses kann, ohne einen die Umbiegung verursachenden Widerstand zu finden, die Oberfläche erreichen.

Ist auf diese Weise die Ausstoßung des Haarkolbens erfolgt, so nimmt das junge Haar an Umfang zu, und die Elemente des übrigen Teiles des Follikels vermehren sich gleichfalls. So erhält das Haar wieder das Aussehen, welches es vor dem Einsetzen des Haarwechsels gehabt hat und wächst nun weiter, bis sich wieder die oben geschilderten Einflüsse geltend machen, die einen neuen Haarwechsel bedingen.

Figuren-Erklärung.

Die bei den Zeichnungen gebrauchten Abkürzungen sind:

A. W. = äußere Wurzelscheide
aufgeh. Zyl. Z. = aufgehellte Zylinderzellen
B. = Bulbus
Bgw. Hb. = bindegewebiger Haarbalg
Bgw. Z. = Bindegewebszellen
Bl G = Blutgefäß
Zyl Z = Zylinderzellen
E = Eindellung
E. St. = Epithelstrang
G = Glashaut
H = Haar
H cut = Haarcuticula
Hk = Haarkegel
Hkm = Haarkeim
H St = Haarstengel
I. W. = Innere Wurzelscheide
K. = Kappe
K L = Kolbenlager
L Fsch = Längsfaserschicht
M = Mark
M. a. = Musculus arrector
Mit = Mitose
Mpl = Matrixplatte
P = Papille
P A = Papillenanlage
R = Rindenzellen
R Fsch = Ringfaserschicht
Sch. cut. = Scheidencutciula
Str. corn. = Stratum corneum
Str cyl = Stratum cylindricum
Str gran = Stratum granulosum
Str int = Stratum intermedium
T D = Talgdrüse
Tdr A = Talgdrüsenanlage
W = Wulst

Die Abbildungen sind in den Farben der Original-Präparate gehalten; sie wurden mit einem Zeiß Mikroskop (Stativ I c) entworfen. Eine Reihe von Bildern mußte der Raumersparnis halber bei der Reproduktion verkleinert werden und zwar auf ½ bzw. ⅔ Größe der Originalzeichnungen. Wo eine solche Verkleinerung stattfand, ist sie bei der Figurenerklärung vermerkt.

Fig. 1. 5 μ dicker Schnitt durch die seitliche Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen bei achromatischer Linse D D, ausgeführt bei apochrom. Immers. 2 mm 1.30 Apert. Comp. Okular 4.

Fig. 2. 10 μ dicker Schnitt durch die Schädelhaut eines Foetus. Fixiert in Carnoys Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 3. 10 μ dicker Schnitt durch die Schädelhaut eines Foetus. Fixiert in Carnoys Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 4. 5 μ dicker Schnitt durch die seitliche Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 5. 10 μ dicker Schnitt durch die Schädelhaut eines Foetus. Fixiert in Carnoys Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Eosin. Entworfen und ausgeführt mit apochrom. Immersion 2 mm 1.30 Apert. Comp. Okul. 4. *Verkleinerung auf* ⅔.

Fig. 6. 10 μ dicker Schnitt durch die Gesäßhaut eines Rattenfoetus. Fixiert nach R. Hertwig, gefärbt mit Hämatoxylin Böhmer. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 7. 10 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines Schaffoetus. Fixiert in Zenkers Flüssigkeit, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 8. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 9. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 10. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1.

Fig. 11. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 12. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, 24 Stunden gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5. *Verkleinerung auf* ½.

Fig. 13. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt 24 Stunden mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinerung auf* ⅔.

Fig. 14. Fragment eines 7½ μ dicken Schnittes durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt mit

apochrom. Immers. 2 mm 1.30 Apert. Comp. Okul. 8. *Verkleinerung auf ½.*

Fig. 15. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinerung auf ⅔.*

Fig. 16. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinerung auf ⅔.*

Fig. 17. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinerung auf ⅔.*

Fig. 18. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinerung auf ⅔.*

Fig. 19. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. Die Gelbfärbung der inneren Wurzelscheide ist durch die Fixierung hervorgerufen. *Verkleinerung auf ⅔.*

Fig. 20. stellt einen Ausschnitt aus demselben Präparat dar wie Fig. 22, aber entworfen und ausgeführt mit apochrom. Immers. 2 mm 1.30 Apert. Comp. Okul. 12. Die Gelbfärbung der inneren Wurzelscheide ist durch die Fixierung hervorgerufen. *Verkleinert auf ½.*

Fig. 21. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 17. Die Talgdrüse ist einem benachbarten Schnitt entnommen. Die Gelbfärbung der inneren Wurzelscheide ist durch die Fixierung hervorgerufen. *Verkleinert auf ½.*

Fig. 22. 10 μ dicker Schnitt durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf ⅔.*

Fig. 23. 10 μ dicker Schnitt durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf ⅔.*

Fig. 24. 10 μ dicker Schnitt durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf ⅔.*

Fig. 25. 7½ μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf ⅔.*

Fig. 26. Fragment eines 10 μ dicken Schnittes durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Eisenhämatoxylin Heidenhain-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5.

Fig. 27. Fragment eines 7½ μ dicken Schnittes durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt 24 Stunden mit

Hämatoxylin Delafield-Eosin. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 14. *Verkleinert auf* $\frac{2}{3}$.

Fig. 28. Fragment eines $7\frac{1}{2}$ μ dicken Schnittes durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 14. *Verkleinert auf* $\frac{2}{3}$.

Fig. 29. Fragment eines 10 μ dicken Schnittes durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 14. *Verkleinert auf* $\frac{2}{3}$.

Fig. 30. Fragment eines 10 μ dicken Schnittes durch die Nackenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Böhmer Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 14. *Verkleinert auf* $\frac{2}{3}$.

Fig. 31. Fragment eines $7\frac{1}{2}$ μ dicken Schnittes durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 5. *Verkleinert auf* $\frac{2}{3}$.

Fig. 32. Fragment eines $7\frac{1}{2}$ μ dicken Schnittes durch die Rückenhaut eines Foetus. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 20. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 33. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 8 Tage alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrli h-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 34. Fragment eines 15 μ dicken Schnittes durch die Augenlidhaut eines 12 Tage alten Tieres. Fixiert nach R. Hertwig, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 35. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 8 Tage alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 36. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Müllerscher Flüssigkeit, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 37. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 14 Tage alten Tieres, ergänzt nach dem benachbarten Schnitt. Fixiert in Müllerscher Flüssigkeit, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und au geführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 38. 15 μ dicker Schnitt durch die Schädelhaut eines 9 Wochen alten Tieres. Fixiert nach R. Hertwig, gefärbt mit Hämatoxylin Böhmer-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* $\frac{1}{2}$.

Fig. 39. 20 μ dicker Schnitt durch die zwischen den Augen liegende Hautpartie eines 3 Wochen alten Tieres, welchem in die Aorta eine konzentrierte Lösung von Berliner Blau injiziert wurde. Fixiert

in toto in Bouins Gemisch, kurz gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson unter scharfer Nachbehandlung mit salzsauerem Alkohol. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 40. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Müllerscher Flüssigkeit, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 41. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Müllerscher Flüssigkeit, gefärbt mit Hämatoxylin Heidenhain-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 42. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 5 Wochen alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 43. 15 μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines ausgewachsenen Tieres von unbestimmbarem Alter. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Hansen-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 44. 15 μ dicker Schnitt durch die Augenlidhaut eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert nach R. Hertwig, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Die Gelbfärbung des Haares ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 45. 15 μ dicker Schnitt durch die Augenlidhaut eines 3 Wochen alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Die Gelbfärbung der Haare ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 46. 10 μ dicker Schnitt durch die Haut des oberen Augenlids eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Pikrin-Sublimat-Eisessig, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Die Gelbfärbung des Haares ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 47. 10 μ dicker Schnitt durch die Haut des oberen Augenlids eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Pikrin-Sublimat-Eisessig, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Die Gelbfärbung des Haares ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 48. 15 μ dicker Schnitt durch die Haut der hinteren Rückengegend eines 5 Wochen alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 49. 15 μ dicker Schnitt durch die Stirnhaut eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Gieson. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Fig. 50. 10 μ dicker Schnitt durch die Haut des oberen Augenlids eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Pikrin-Sublimat-Eisessig, gefärbt mit Hämatoxylin Ehrlich-Eosin. Die Gelbfärbung ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 51. 10 μ dicker Schnitt durch die Haut des oberen Augenlids eines 14 Tage alten Tieres. Fixiert in Pikrin-Sublimat-Eisessig, gefärbt mit Hämatoxylin Böhmer-Eosin. Die Gelbfärbung ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ⅔.

Fig. 52. 20 μ dicker Schnitt durch die Rückenhaut eines ausgewachsenen Tieres von unbestimmbarem Alter. Fixiert in Bouins Gemisch, gefärbt mit Hämatoxylin Delafield-Eosin. Die Gelbfärbung des Haares ist durch die Fixierung bewirkt. Entworfen und ausgeführt wie Fig. 1. *Verkleinert auf* ½.

Literatur-Verzeichnis.

1. Auburtin, Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderung en derselben beim Haarwiederersatz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47 1897.
2. Backmund, Entwicklung der Haare und Schweißdrüsen der Katze. Anatomische Hefte 79. 80. Heft (26. Bd. Heft 23).
3. Boas, Lehrbuch der Zoologie (Jena 1913).
4. Böhm und Davidoff, Lehrbuch der Histologie (Wiesbaden 1903).
5. Bonnet, Studien über die Innervation der Haarbälge der Haustiere. Morph. Jahrb. Bd. IV 1878.
   Derselbe, Grundriß der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere.
6. v. Brunn, Zur Kenntnis der Haarwurzelscheiden. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 44 (Bonn 1895).
7. Donders, Untersuchungen über Entwicklung und Wechsel der Cilien. Arch. f. Ophthalmologie (Berlin 1858).
8. v. Ebner, Mikroskopische Studien über Wachstum und Wechsel der Haare. Wiener akad. Sitzungber. Bd. 74. 1876.
9. Ellenberger und v. Schumacher, Histologie der Haussäugetiere. IV. Aufl. (Berlin 1914).
10. Feiertag, Ueber die Bildung der Haare. Inaugural-Diss. (Dorpat 1875).
11. Flemming, Zellteilung in den Keimschichten des Haares. Monatshefte f. prakt. Dermatologie Bd. III, Heft 5. (Hamburg und Leipzig 1884).
12. Flatten, Untersuchung über die Haut des Schweins. Inaug.-Diss. (Berlin 1894).

13. Friedenthal, Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen Bd. IV (Jena 1908).
14. Garcia, Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen und Neugeborenen. Morph. Arbeiten, herausgegeben v. Schwalbe Bd. I, 1801.
15a. Giovannini, Ueber die normale Entwicklung und über einige Veränderungen der menschlichen Haare. Vierteljahrsschrift f. Dermatologie und Syphilis (Wien 1887).
15b. Derselbe, De la régeneration des poils aprés l'épilation. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36, 1890.
16. Goette, Zur Morphologie der Haare des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV, 1868.
17. Günther, Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. Inaug.-Diss. (Berlin 1895).
18. Gurlt, Untersuchungen über die hornigen Gebilde des Menschen und der Haussäugetiere. Mag. f. d. ges. Tierheilkunde (Berlin 1836).
19. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen (Jena 1887).
20a. Henle, Ueber die Struktur und Bildung der menschlichen Haare. Frorieps neue Notizen Bd. VIII, 1840.
20b. Derselbe, Handbuch der Eingeweidelehre 1866.
21a. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere (Jena 1910).
21b. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe (Jena 1893).
22. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie (Jena 1910).
23. Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben (Leipzig und Berlin 1910).
24. Heusinger, Beitrag zur Kenntnis der Feder- und Haarbildung. Meckels Archiv 1823.
25. Kohlrausch, Ueber innere Wurzelscheide und Epithelium des Haares. Müllers Archiv 1846.
26a. Kölliker, Zur Entwicklungsgeschichte der äußeren Haut. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie Bd. II. 1850.
26b. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre (Leipzig 1889).
27. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie Bd. IV, 1889.
28. Kromayer, Einige epitheliale Gebilde neuer Auffassung. Dermat. Zeitschrift Bd. 5, Heft 3, 1897.
29. Langer, Ueber den Haarwechsel bei Tieren und Menschen. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. I. Band (Wien 1850).
30. Marks, Untersuchung über die Entwicklung der Haut bei den Haussäugetieren. Inaug.-Diss. (Berlin 1895).
31a. Maurer, Haut- und Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Morphologische Jahrb. Bd. 18. 1892.
31b. Derselbe, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge (Leipzig 1895).

32. Mertsching, Beiträge zur Histologie des Haares und des Haarbalgs. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
33. Moll, Ueber den Haarwechsel. Archiv f. die Holländischen Beiträge zur Natur und Heilkunde (Utrecht 1860).
34. Möller, Mikroskopische Beschreibung der Tierhaare. Archiv f. Kriminalanthropologie und Kriminalistik Bd. II (Leipzig 1899).
35. v. Nathusius, Das Wollhaar des Schafes mit vergleichender Berücksichtigung anderer Haare und der Haut (Berlin 1866).
36. Okamura, Zur Lehre über die Wachstumsrichtung der Haare in der ersten Anlage. Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. 28, Nr. 11. 1899.
37. Oyama, Entwicklungsgeschichte des Deckhaares der weißen Maus. Anat. Hefte, I. Abt., 73. Heft, 23. Band. 1903.
38. Redtel, Der Nasenaufsatz des Rhinolophus Hippocrepis. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 23 (Leipzig 1873).
39. Reinke, Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 30, 1887.
40. Reißner, Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen und der Säugetiere (Breslau 1854).
41. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere (Berlin 1855).
42. Schein, Vergleichende Beobachtungen über das Wachstum der Haut und der Haare bei Säugetieren und beim Menschen. Archiv f. Dermatologie und Syphilis. Suppl. Bd. 1900.
43. Schulin, Beitrag zur Histologie der Haare. Zeitschrift f. Anat und Entwicklungsgeschichte Bd. 2, 1877.
44. Simon, Zur Entwicklungsgeschichte der Haare. Müllers Archiv 1841.
45. Spencer and Sweet, The Structure and Development of the Hairs of Monotremes and Marsupials. Quart. Journ. of Microscop. Science Vol 36. 1899.
46. Spuler, Ueber die Regeneration der Haare. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft XIII. Versamml. in Tübingen 1899 (Jena 1899).
47. Steinlin, Zur Lehre von dem Bau und der Entwicklung der Haare. Zeitschrift f. rationelle Medizin, Bd. IX, 1850.
48. Sticker, Ueber die Entwicklung und den Bau des Wollhaares beim Schafe. Inaug. Diss. (Berlin 1887).
49a. Stieda, Ueber den Haarwechsel. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Heft 4, 1867.
49b. Derselbe, Zur Kritik der Untersuchungen Schoebls über die Haare. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 18.
49c. Derselbe, Ueber den Haarwechsel. Biologisches Zentralblatt Bd. 7, 1887.
49d. Derselbe, Ueber den Haarwechsel. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft in Göttingen 1893.
49e. Derselbe, Untersuchungen über die Haare des Menschen. Anat. Hefte 121. Heft, 40. Bd., 1910.

50a. Stöhr, Ueber die Glashaut des menschlichen Haarbalges. Verhandl. der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg (Würzburg 1886).

50b. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Anat. Hefte, 71. Heft, 23. Bd., 1903.

50c. Derselbe, Lehrbuch der Histologie (Jena 1809).

51. Szymonowicz-Krause, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie (Würzburg 1909).

52. Toldt, Ueber eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere. Ann. Hofmus. Wien, 24. Bd. 1910.

53a. Unna, Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XII (Bonn 1876).

53b. Derselbe, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut. Ziemssens Handbuch d. spez. Pathologie u. Therapie. Bd. 14. 1883.

53c. Derselbe, Vierteljahrsschrift für Dermatologie 1888.

54. Valentin, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen (Berlin 1835).

55. Waldeyer, Atlas der menschlichen und tierischen Haare (Lahr 1884).

56. Wertheim, Ueber den Bau des Haarbalges beim Menschen. Sitzungsbericht d. Kaiserlichen Akademie in Wien. Bd. 50, 1864.





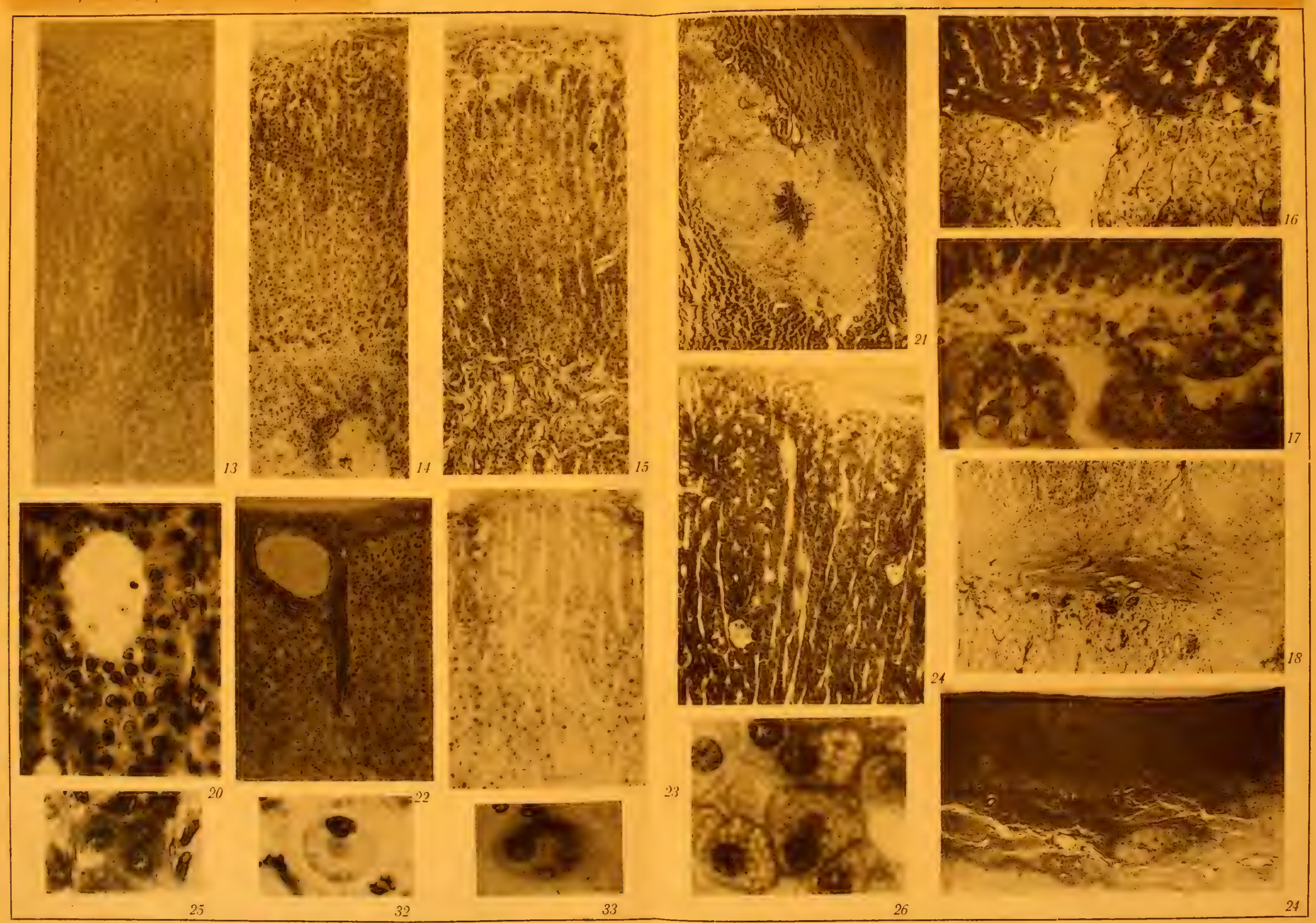


W. Kolmer, Phot.



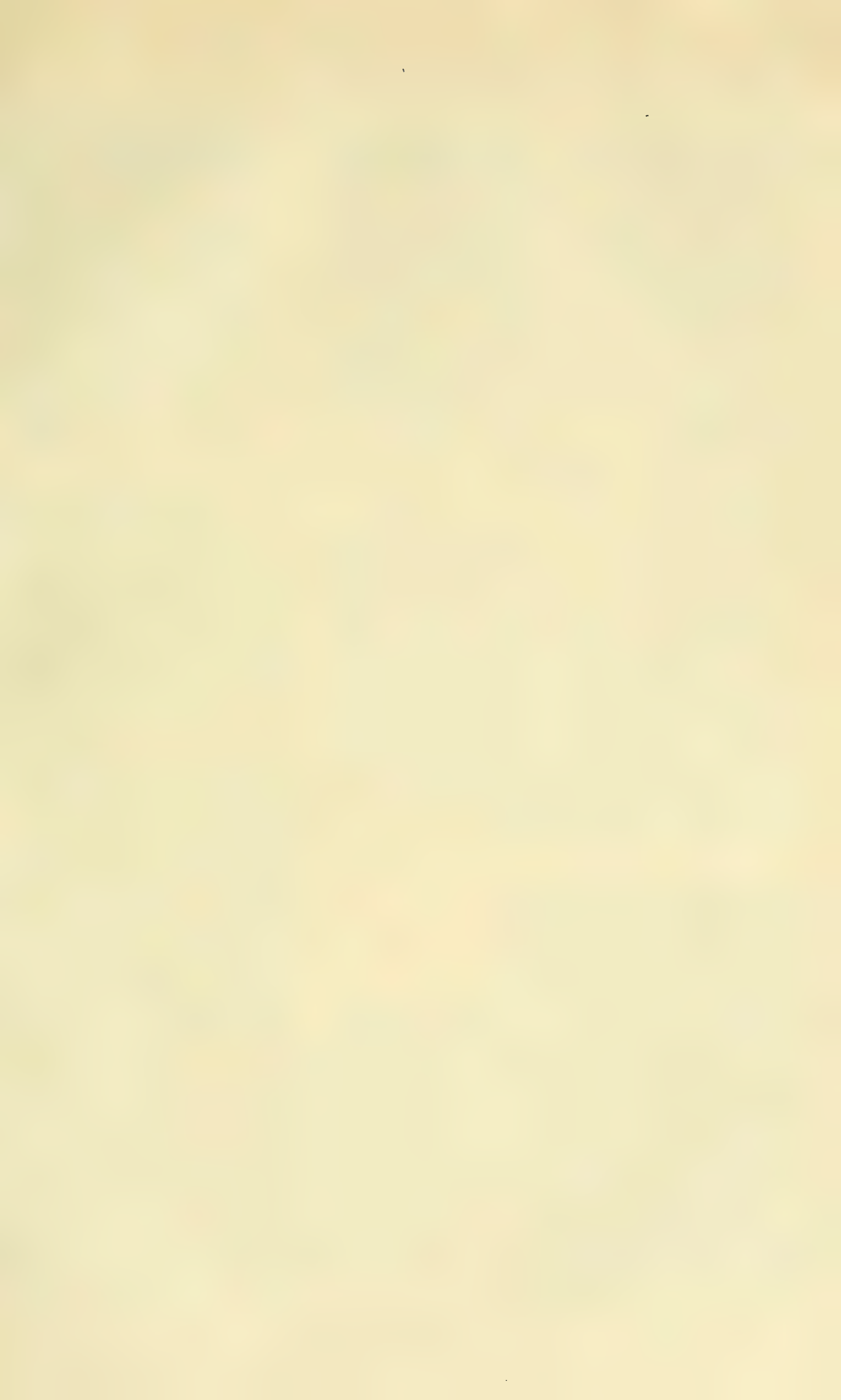




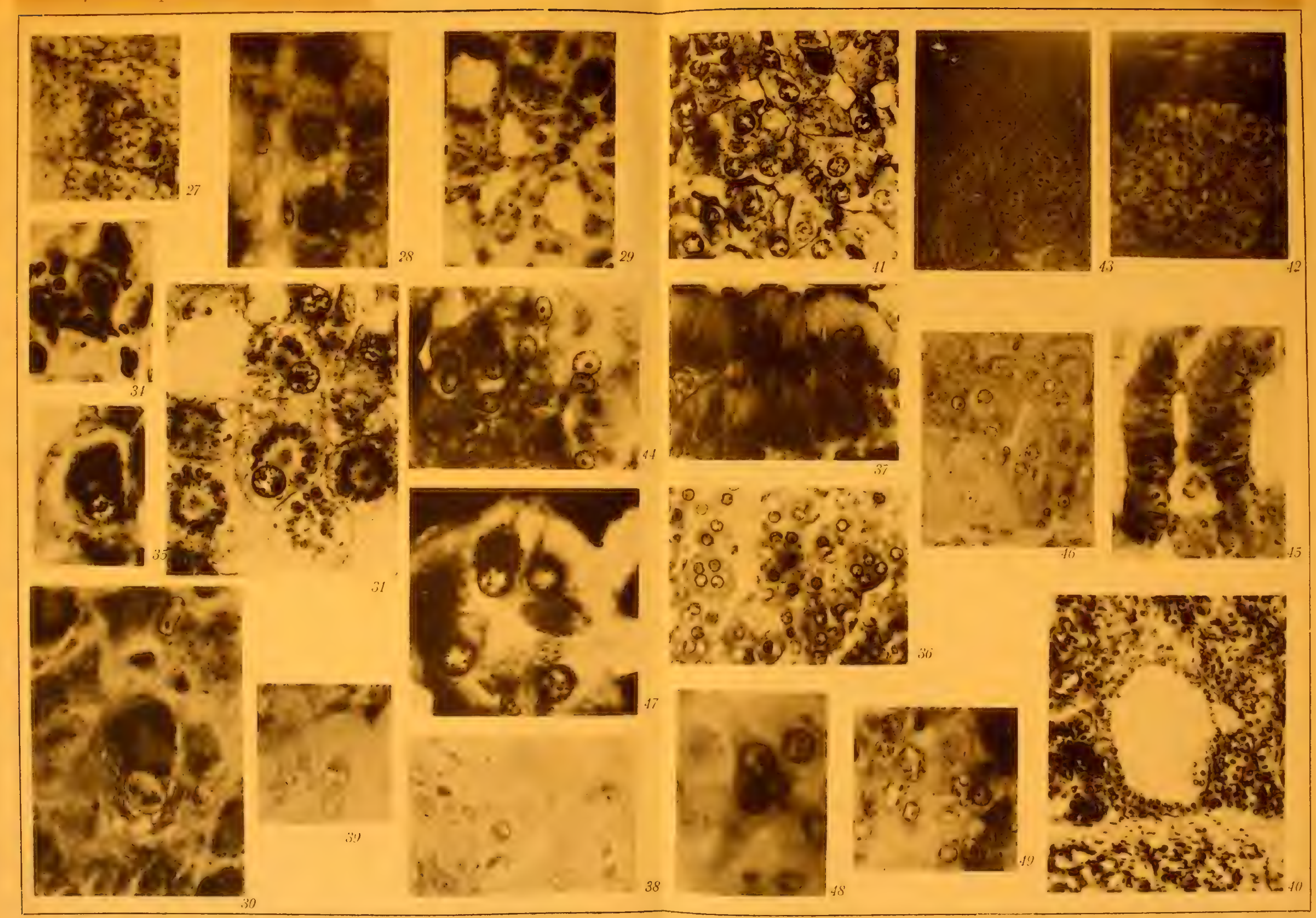


W. Kolmer, Phot.

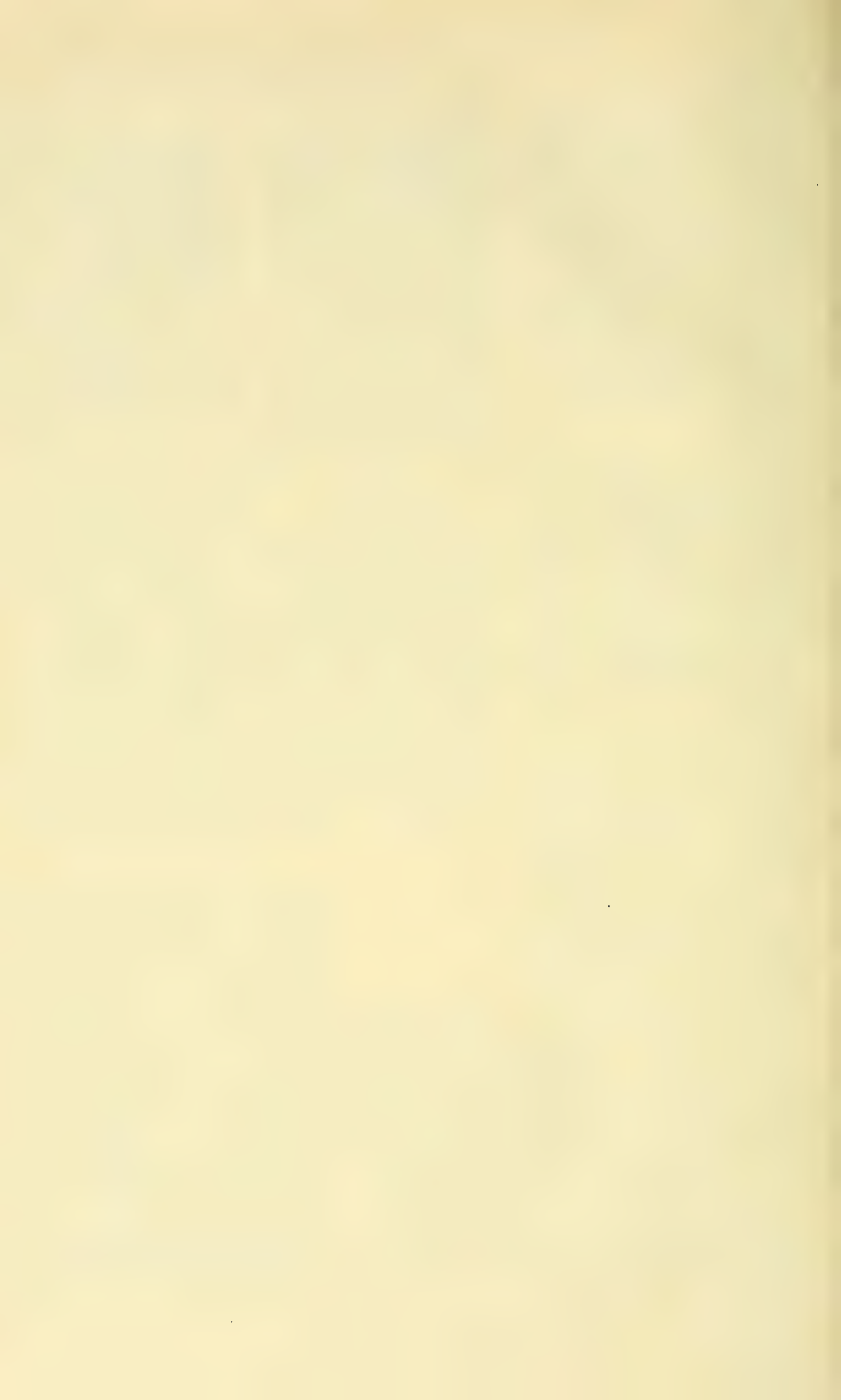






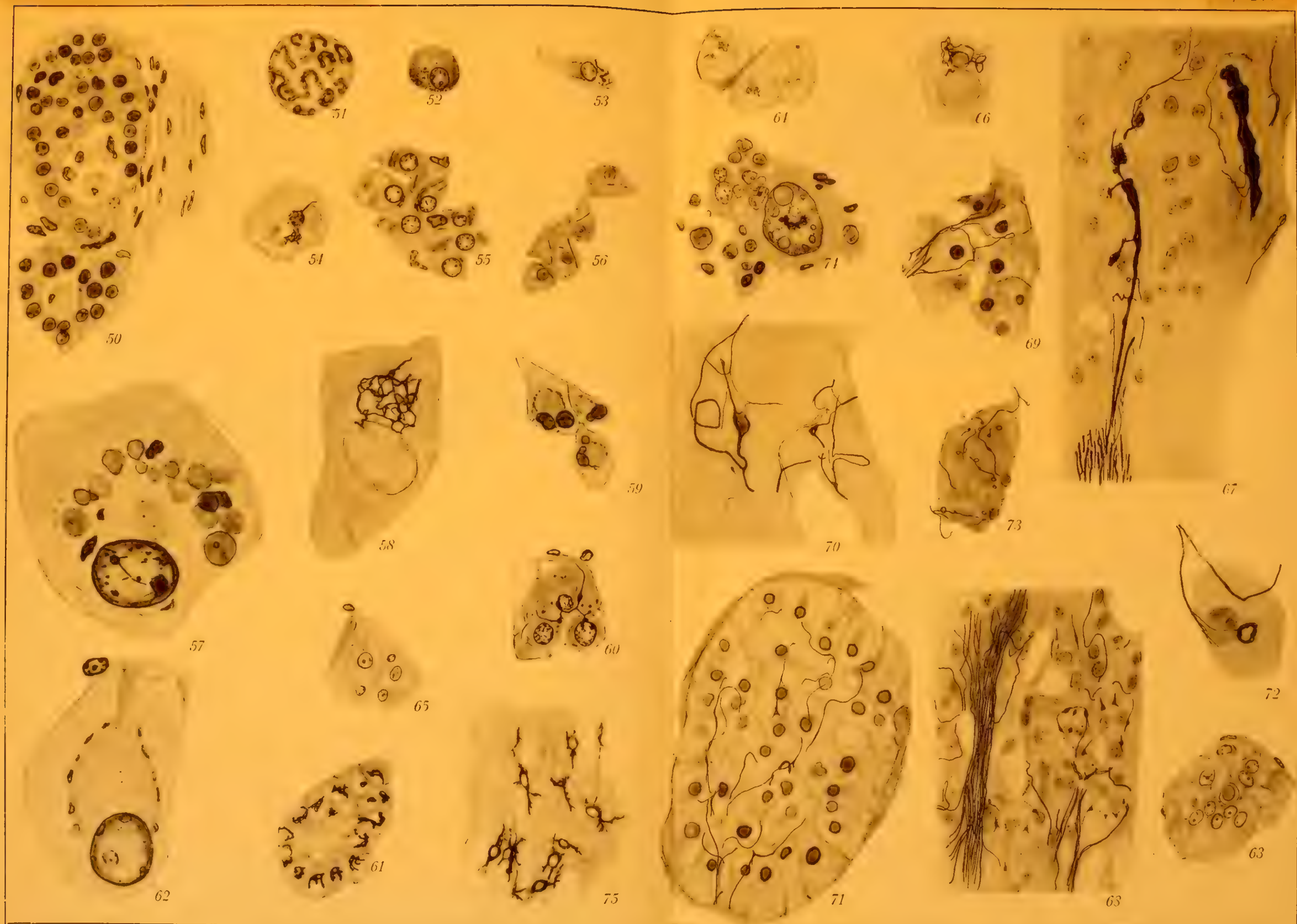


W. Kolmer, Phot.








50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
71
72
73
75

W. Kolmer, Del.



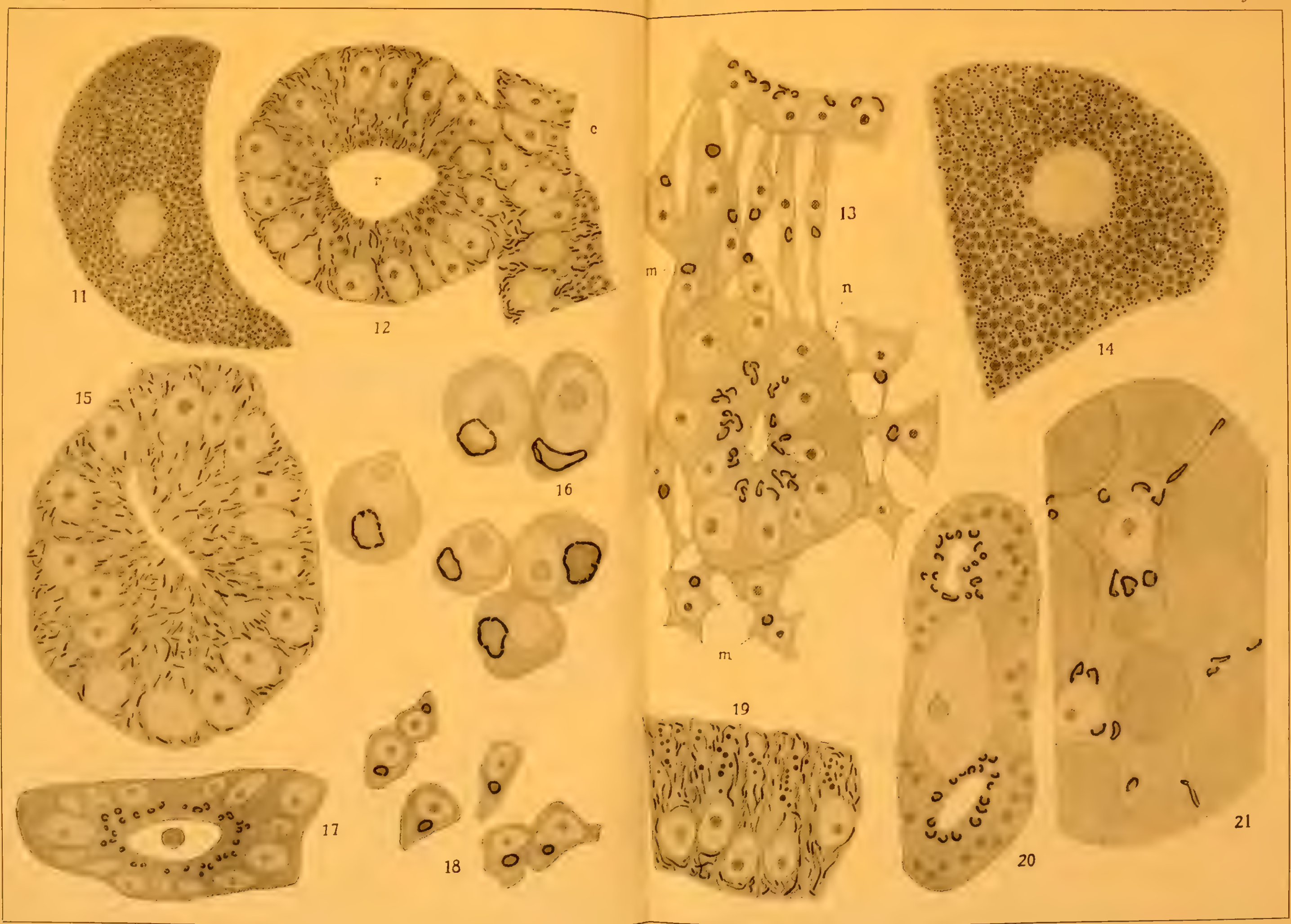




Hirschler ad nat. del.

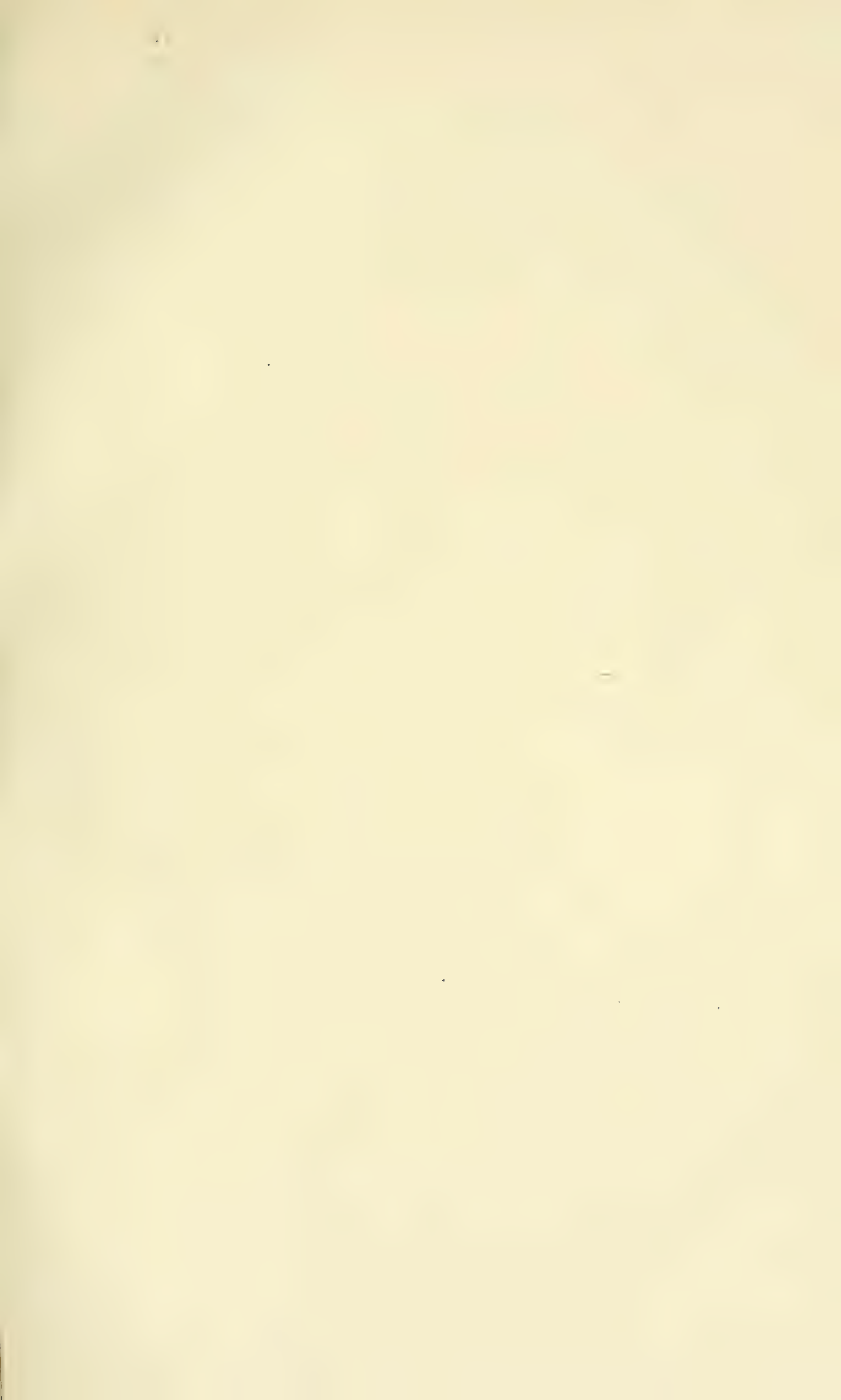




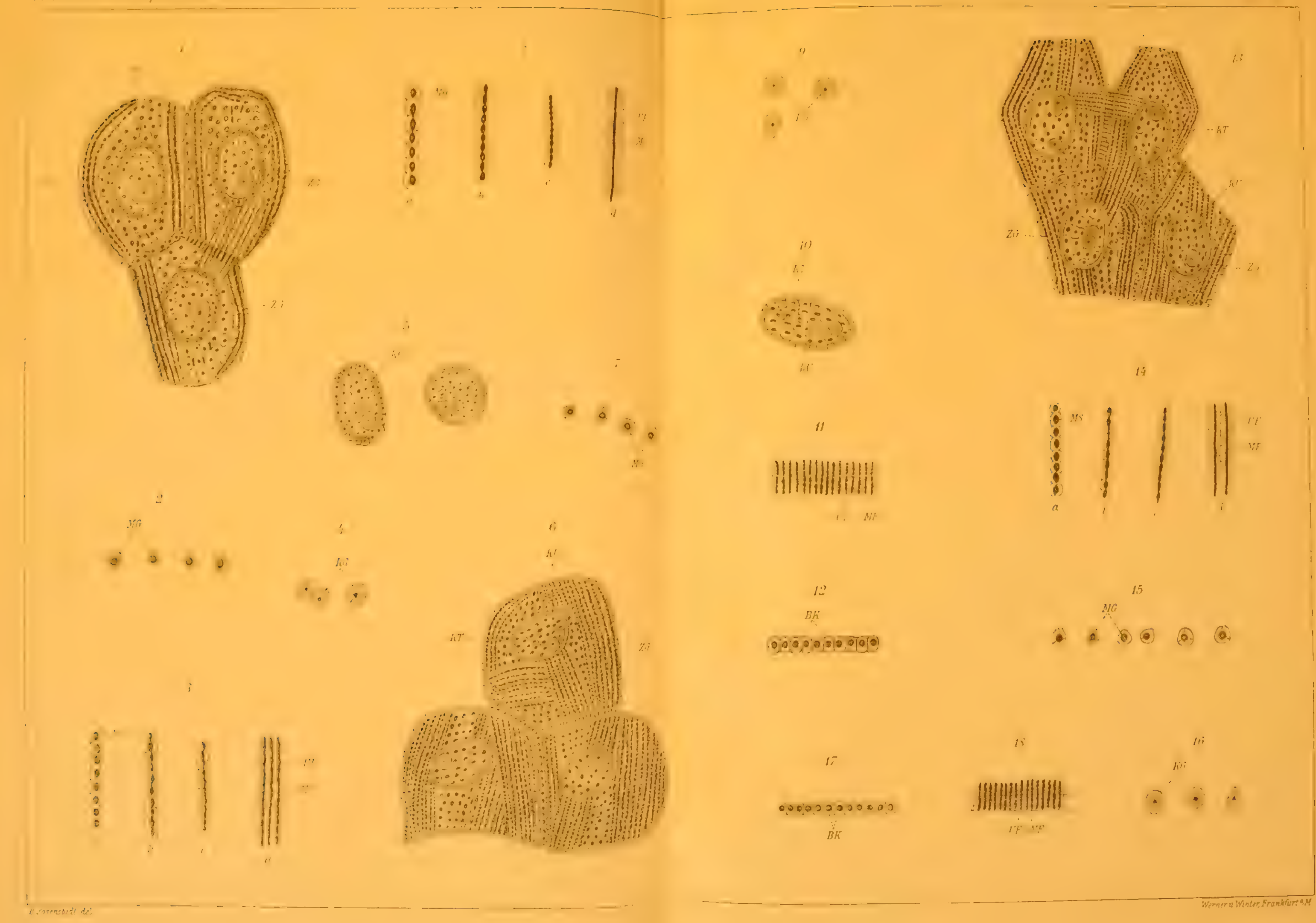


Hirschler ad nat. del.







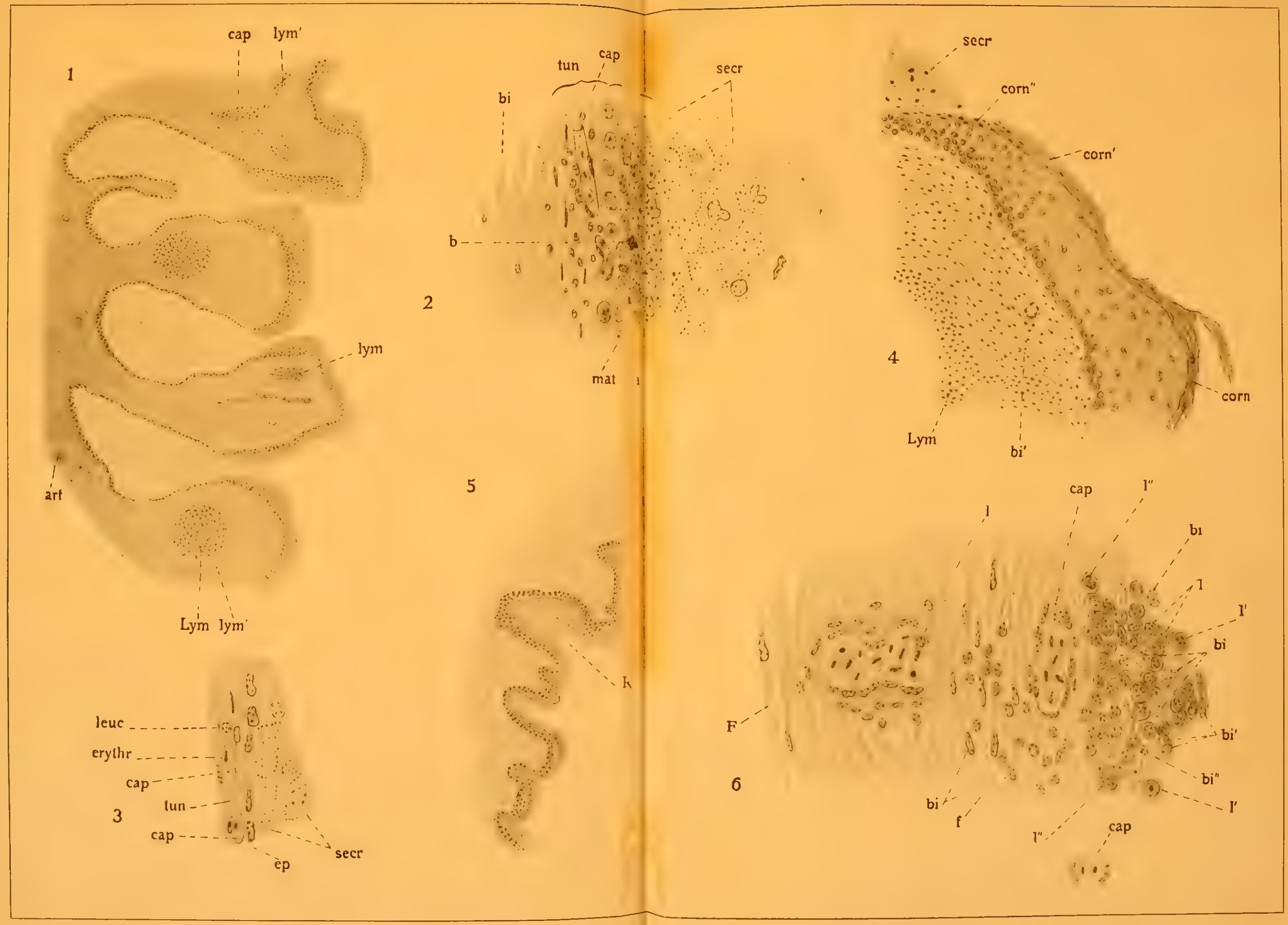


Werner u. Winter, Frankfurt a. M.





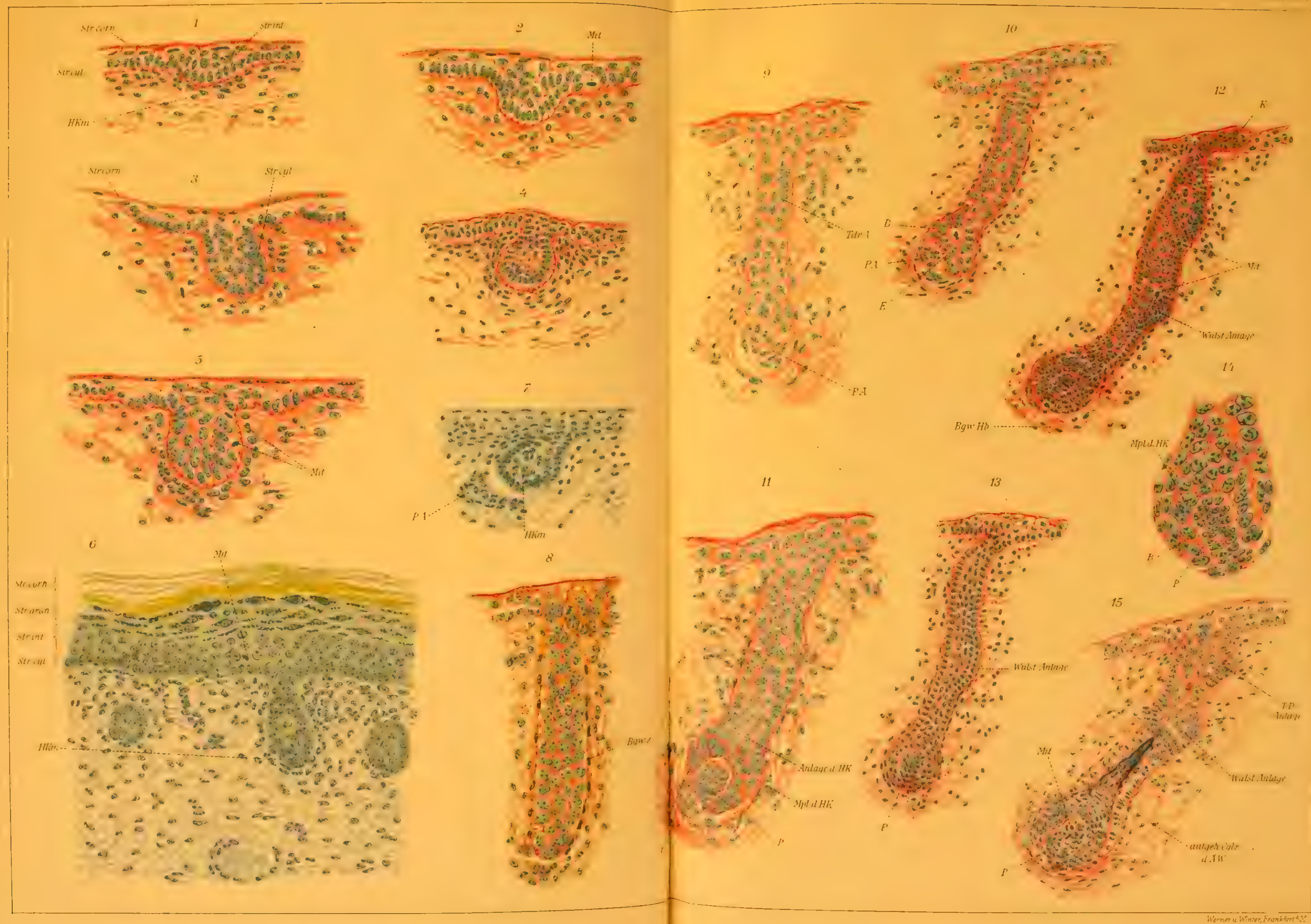



1
cap
lym'
lym
art
Lym
lym'
2
tun
cap
secr
bi
b
mat
3
leuc
erythr
cap
tun
cap
ep
secr
4
secr
corn"
corn'
corn
Lym
bi'
5
k
6
cap
l"
l
bi
l
l'
bi
F
bi'
bi"
l'
bi
f
l"
cap








1
Str. corn.
Str. int.
Str. cyl.
HKm
2
Mit
3
Str. corn.
Str. cyl.
4
5
Mit
7
P. A.
HKm
6
Mit
Str. corn.
Str. gran.
Str. int.
Str. cyl.
HKm
8
Bgw. A
9
Tdr. A
P. A
10
B
P. A
E
11
Anlage d. HK
Mpl. d. HK
P
12
K
Mit
Wulst Anlage
Bgw. Hb
13
Wulst Anlage
P
14
Mpl. d. HK
B
P
15
T. D. Anlage
Mit
Wulst Anlage
aufgeh. Cyl. d. A.W.
P





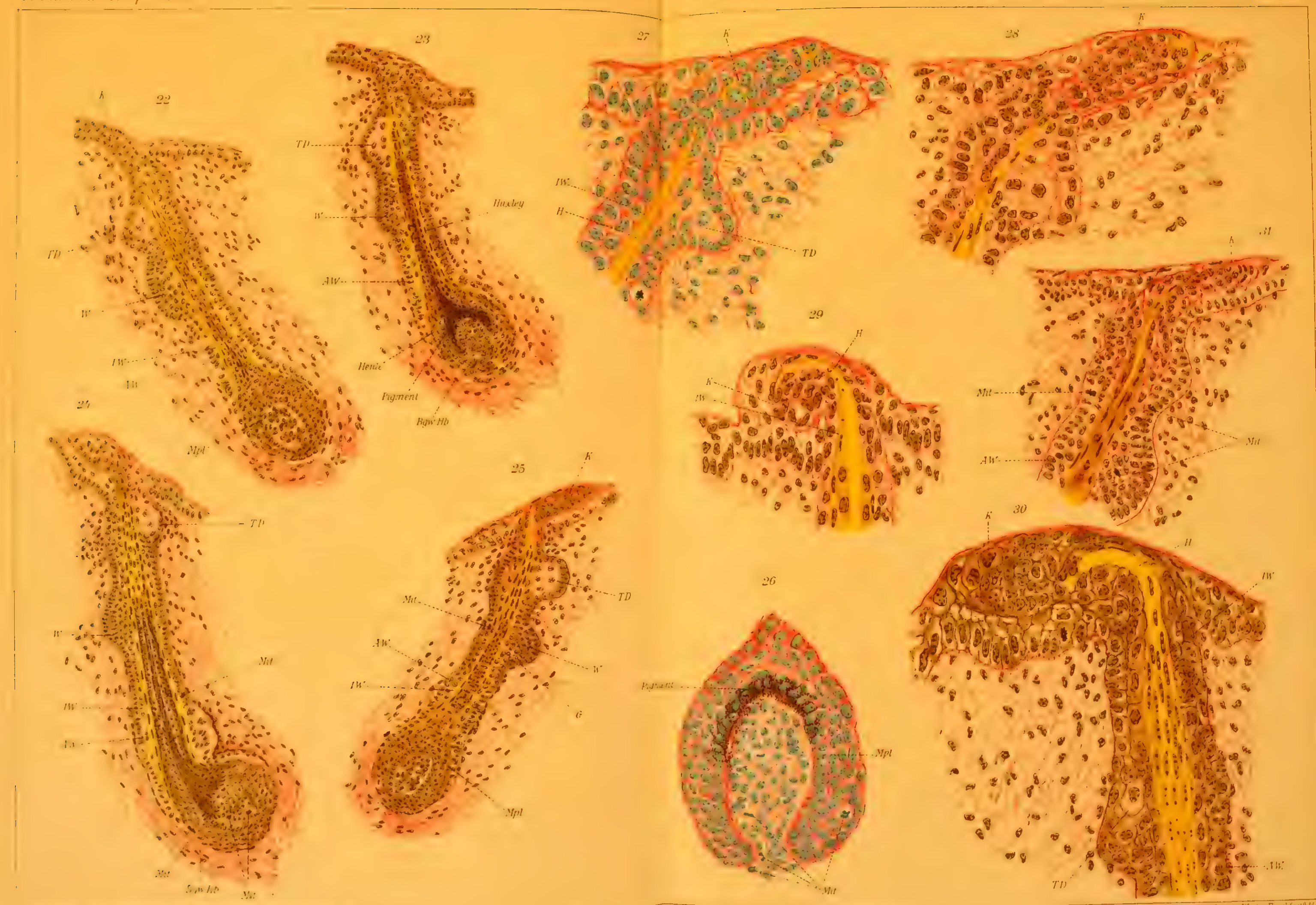


Werner u. Winter, Frankfurt a. M.





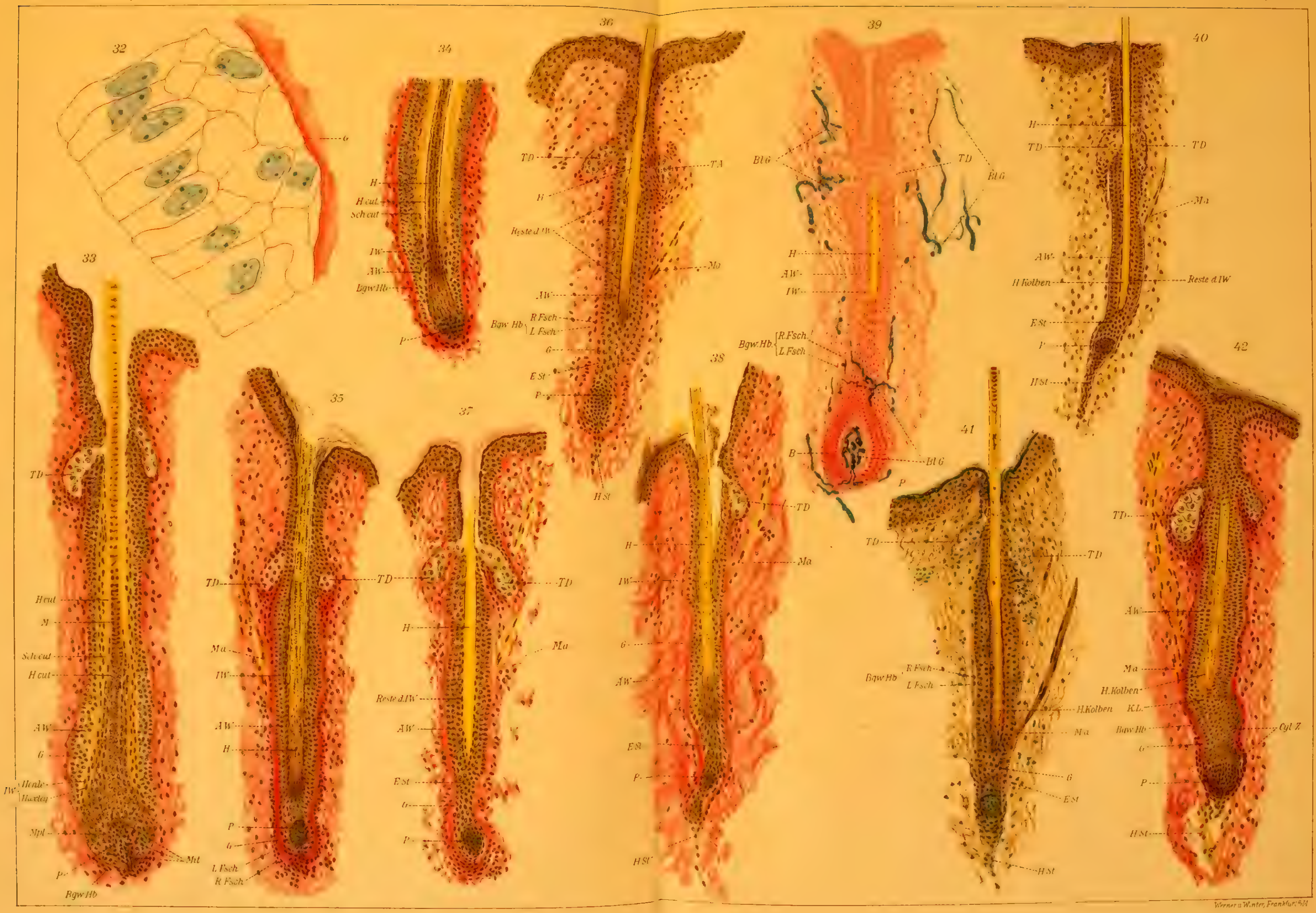



22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
K
TD
W
IW
AW
H
Huxley
Henle
Pigment
Bgw.Hb
Mpl
Mt
G
Pigment
Werner u Winter, Frankfurt a/M





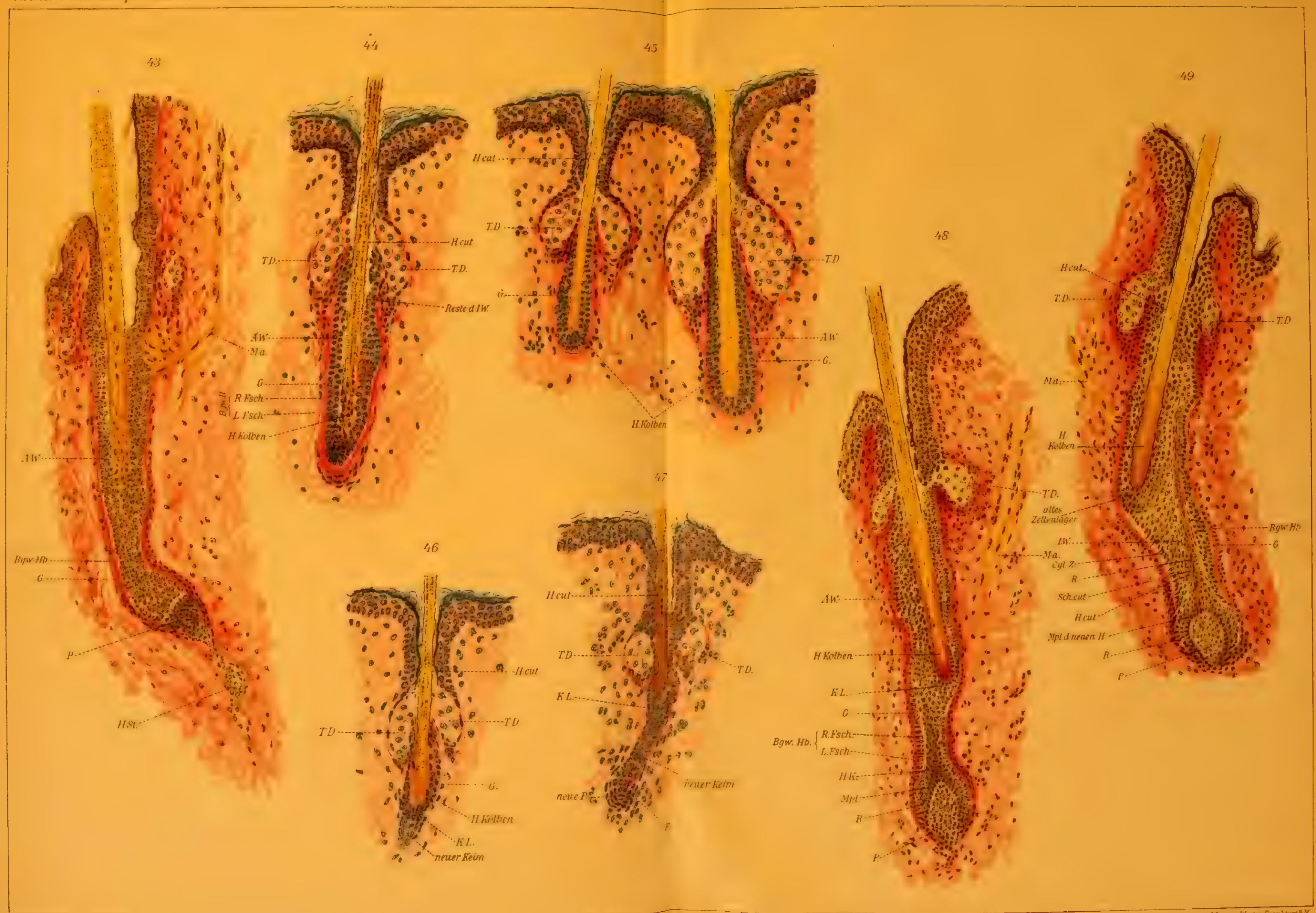




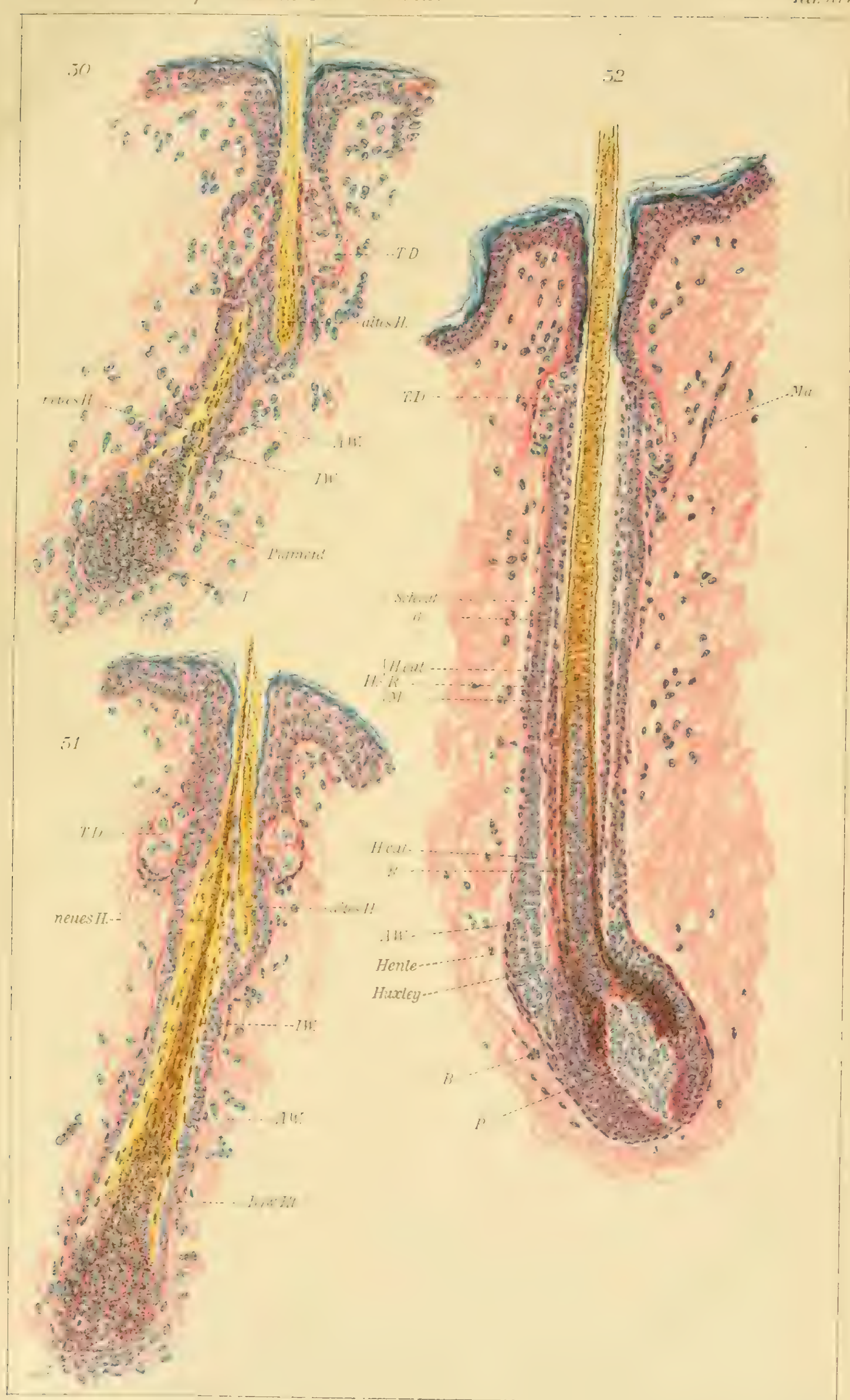







43
44
45
46
47
48
49
H cut
T.D.
Reste d. I.W.
A.W.
Ma.
G.
R. Fsch.
L. Fsch.
H. Kolben
Bgw. Hb.
P.
H. St.
K.L.
neuer Keim
neue P.
H K.
Mpl.
R.
I.W.
Cyl. Z.
Sch. cut
Mpl. d. neuen H.
altes Zellenlager





Werner u. Winter, Frankfurt a/M.



